Harvard Medical School

Bowditch Library

The Gift of

Prof. Henry P. Bowditch

Harvard Medical Library
in the Francis A. Countway
Library of Medicine ~ *Boston*

VERITATEM PER MEDICINAM QUÆRAMUS

Digitized by the Internet Archive
in 2011 with funding from
Open Knowledge Commons and Harvard Medical School

http://www.archive.org/details/dielehrevondermu00wund

DIE LEHRE

VON DER

MUSKELBEWEGUNG.

Holzschnitte
aus dem xylographischen Atelier
von Friedrich Vieweg und Sohn
in Braunschweig.

Papier
aus der mechanischen Papier-Fabrik
der Gebrüder Vieweg zu Wendhausen
bei Braunschweig.

DIE LEHRE

VON DER

MUSKELBEWEGUNG.

NACH

EIGENEN UNTERSUCHUNGEN BEARBEITET

VON

DR. WILHELM WUNDT,
Privatdocent der Physiologie an der Universität zu Heidelberg.

MIT 22 IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSCHNITTEN.

BRAUNSCHWEIG,
DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN.
1858.

.741

Die Herausgabe einer Uebersetzung in englischer, französischer und anderen modernen Sprachen wird vorbehalten.

HERRN

EMIL DU BOIS-REYMOND

AUS

HOCHACHTUNG UND DANKBARKEIT

GEWIDMET

VOM

VERFASSER.

Vorrede.

Bei meinem Aufenthalte in Berlin im Sommer 1856 machte mich Herr Prof. du Bois-Reymond auf die Weber'schen Untersuchungen über Muskelelasticität aufmerksam, indem er es für wünschenswerth hielt, dass ein oder der andere Gegenstand dieses Gebietes von Neuem einer Experimentalkritik unterworfen werde. So begann ich zunächst ohne einen bestimmten Plan, mehr um mich in den hier nothwendigen feinen Messungen zu üben, und um wo möglich die geeignetste Messungsmethode herauszufinden, über die Zugelasticität des ruhenden Muskels Versuche anzustellen. Meine gelegentlichen Beobachtungen, die mir mit denen Anderer nicht völlig übereinzustimmen schienen, nöthigten mich aber schon bei diesen Probeversuchen stehen zu bleiben und ihnen genauer nachzugehen. Im Herbste desselben Jahres setzte ich dieselben, indem ich sie auch auf die übrigen thierischen Gewebe ausdehnte, in Heidelberg fort; ihre Ergebnisse wurden bereits im November 1856 an Müller's Archiv abgesendet und im Jahrgange 1857 desselben (S. 298 u. f.) veröffentlicht.

Die hieran sich anschliessenden Versuche über die elastischen Eigenschaften des lebenden Muskels führten mich unmittelbar zur Untersuchung der Einflüsse des Nervensystemes und des Blutes auf denselben; eine Uebersicht über die Resultate der letzteren Beobachtungen ist dem naturhistorisch-medicinischen Vereine zu Heidelberg in seiner Sitzung vom 19. December 1856 mitgetheilt worden. — Es reiheten sich dann ferner im Laufe des verflossenen Jahres, während dessen es mir vergönnt war, eine kurze Unterbrechung abgerechnet, diesen Untersuchungen anhaltend meine Thätigkeit zuzuwenden, die Einzelarbeiten, aus denen die vorliegende Schrift zusammengesetzt ist, fast ganz in der Weise aneinander, wie sie hier mitgetheilt sind.

Diese Arbeiten behandeln zuerst wieder in ausführlicher Weise das Gebiet, welches von Eduard Weber in seiner bekannten Abhandlung über Muskelbewegung betreten worden ist. Wenn es sich auch im Verlaufe dieser Untersuchungen herausstellen sollte, dass viele der von Weber aufgestellten Ansichten nicht mehr, andere wenigstens nur in etwas veränderter Gestalt beibehalten werden können, so bin ich deshalb doch weit davon entfernt, das Verdienst, welches Ed. Weber durch jene Arbeit sich um die Wissenschaft erworben hat, gering anzuschlagen. Er war es, der die Bahn gebrochen hat, die mit der Zeit zum Ziele führen muss, und zweifelsohne ist es in den meisten Fällen viel schwieriger, den richtigen Weg zu finden, als den gefundenen weiter zu verfolgen. Dass aber diese erste glänzende That schon einen vollständigen Abschluss bringen sollte, das konnte der Einsichtige niemals erwarten.

Ein Abschluss wird auch durch die folgenden Untersuchungen noch lange nicht herbeigeführt. Im Gegentheil glaube ich, wenn ich mir ein Urtheil über das Verdienst meiner eigenen Arbeit erlauben darf, dieses Verdienst der Hauptsache nach noch darin suchen zu

müssen, dass sie als eine Vorarbeit dient, sie ist noch kein fertiges Gebäude, sondern vielleicht ein Fundament, auf dem mit der Zeit erst das Gebäude allmälig sich erheben wird. In den meisten Fällen ist die Untersuchung gerade bis zu dem Punkte gediehen, wo der eigentlich messende Versuch erst beginnen kann. Ich habe mich bestrebt, die Wege, die dieser fernerhin zu nehmen hat, darzulegen, so weit ich sie sehen konnte.

Man möge es mir nicht zum Vorwurfe machen, dass ich die Arbeit nur bis zu diesem Ziele und nicht weiter geführt habe, dass ich dieselbe nicht lieber bis zu einem Zeitpunkte zurückhielt, wo ich sie, wenn nicht zur Vollendung — denn wer könnte sich anmaassen, auch in dem kleinsten Gebiete der Wissenschaft für immer abzuschliessen? — so doch zu einer unserem heutigen Standpunkte mehr genügenden Abrundung zu bringen vermocht hätte. Denn einerseits würde es der Kraft des Einzelnen kaum möglich gewesen sein, auch in langer Zeit den Stoff bis zu diesem Grade zu bewältigen, weil gerade der messende Versuch, der gewisse Constanten festzusetzen bemüht ist, in diesem Gebiete mit den allergrössten Schwierigkeiten zu kämpfen hat; andererseits stehen mir jetzt bei weitem nicht die Hülfsmittel zu Gebote, die eine weitere Ausführung dieser Untersuchung noch gefordert hätte.

Ausser den eigenen Versuchen sind in der folgenden Schrift auch die Arbeiten Anderer, die hier einschlagen, an den geeigneten Stellen mitgetheilt worden, um wenigstens eine Uebersicht über den heutigen Stand der Lehre von der Muskelbewegung zu geben, doch wurden von denselben, um den Umfang des Buches nicht in ein allzugrosses Missverhältniss zu setzen, zu dem Neuen, was es bietet, nur die allgemeinen Resultate aufgenommen. Einige Arbeiten aus neuester Zeit konnten, da sie zu spät zu meiner Kenntniss gelangten, leider nicht

mehr im gewünschten Zusammenhange berücksichtigt werden; ich verweise in dieser Beziehung auf die am Schlusse befindlichen Nachträge.

Was die in den folgenden Blättern beschriebenen Untersuchungsmethoden betrifft, so möchte ich den Physiologen schliesslich darauf aufmerksam machen, dass dieselben nicht bloss in den Fällen, wo sie hier speciell angewandt wurden, brauchbar sind, sondern dass sie ganz allgemein, zur Untersuchung aller Gewebe, angewandt werden können und über gewisse Veränderungen der letzteren in verschiedenen Zuständen Aufschluss zu geben vermögen, sie sind hier von um so grösserem Werthe, als viele andere Untersuchungsweisen, die man kennt, um sich über Molekularänderungen im Inneren der Körper zu unterrichten, bei den organischen Geweben wegen ihrer besonderen Eigenschaften oft nicht zur Anwendung kommen können. Im Anhange zum §. 6 des ersten Theiles habe ich mir erlaubt, ein Beispiel dieser Art vorzuführen.

Ich beende meine Arbeit mit der Hoffnung, dass sie bald die Nachfolger finden möge, welche das, wozu sie einen unvollkommenen Entwurf nur liefern konnte, der Vollendung entgegenführen.

Heidelberg, im October 1857.

Der Verfasser.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1
Allgemeine Aufgabe der Untersuchung 1
Betrachtungen über die innere Constitution der organisirten Materie 2
Die Materie im Allgemeinen und die atomistische Theorie 2
Die Merkmale der organisirten Materie 4
Unterschiede der systematischen und der mechanischen Naturanschauung 7
Allgemeine Betrachtung des Baues organisirter Körper und der den Veränderungen derselben zu Grunde liegenden Bewegungsursachen 8
Unterscheidung der Zustände des Muskelgewebes und der in ihm thätigen Kräfte 12
Uebersicht über den Gang der Untersuchung 14

Erster Theil.

Vom Ruhezustande der Muskeln.

§. 1. Von der Elasticität der thierischen Gewebe im Allgemeinen. 17
Untersuchungen von Wertheim 17
Die elastische Nachwirkung 18
Zeitlicher Verlauf und endliche Grösse der Dehnungen 22
Elasticitätsbestimmungen thierischer Gewebe 30
§. 2 Von den elastischen Eigenschaften der Muskeln 32
Untersuchungen von Ed. Weber 32
Versuche am Muskel des eben getödteten Thieres 34
Versuche am lebenden Muskel 35
§. 3. Ueber den Einfluss des Nervensystemes auf die Muskeln während ihres Ruhezustandes 44
Kritik der Tonuslehre 45
Versuche über den Einfluss der Nervendurchschneidung auf den Muskel des lebenden Thieres 51
Einfluss der Unterbindung des Nerven 54

Seite
Einfluss der Durchschneidung, wenn sie von keiner Zuckung begleitet ist 55
Einfluss der Exstirpation von Nerven, der Zerstörung verschiedener Centralorgane 56
§. 4. Ueber den Einfluss des Blutes auf die Muskeln 57
Der Stenson'sche Versuch 57
Versuche über den Einfluss der Unterbindung der Muskelgefässe bei lebenden Fröschen 59
Ueber den nutritiven Tonus 63
§. 5. Ueber den Einfluss verschiedener anderer Einwirkungen auf die Muskelsubstanz 64
Wasserentziehung 64
Kälte und Wärme, kaltes und warmes Wasser 66
Chemische Einwirkungen 67
§. 6 Vom Muskeltode und seinen Ursachen 67
Erscheinungen und Verlauf der Todtenstarre 68
Die Todtenstarre als Zeichen des Muskeltodes 72
Entferntere Ursachen der Todtenstarre 72
Nähere Ursachen derselben 73
Anhang. Ueber den Mechanismus der Fäulniss, mit besonderer Rücksicht auf die Fäulniss der Muskeln 80
Morphologische Veränderungen der Gewebe durch die Fäulniss . . . 80
Elasticitäts- und Cohäsionsveränderungen 81
Mechanische Theorie der Fäulniss 83
§. 7. Von der Cohäsion der Muskeln 84
Bedeutung derselben für den Muskel 84
Verschiedenheit nach dem Alter der Thiere 85
Einfluss des Todes 85

Zweiter Theil.

Vom Bewegungszustande der Muskeln.

§. 1. Vorbemerkungen 89
Berechtigung des Ausdruckes „Bewegungszustand" in mechanischer Hinsicht 90
Erregungsmethode auf elektrischem Wege 90
Vorrichtung zur Durchleitung elektrischer Ströme durch den Muskel 91
§. 2. Von den elastischen Eigenschaften der Muskeln während ihres Bewegungszustandes 92
Untersuchungen von Ed. Weber, Th. Schwann, E. Harless . . 92
Kritik dieser Untersuchungen 94
Eigene Versuche: 98
1. Methode der Ueberlastung 98
2. Methode der Torsionsschwingungen 99
3. Methode der Ablenkungen 106
4. Methode der Messung der Erhebungshöhen 109
5. Ueber die Dauer der die Verkürzung während des Tetanus begleitenden Elasticitätsänderung 116
Nachtrag. Ueber Volkmann's Experimentalkritik der Weber'schen Untersuchungen 117
§. 3. Von der Cohäsion tetanisirter Muskeln 119

Seite

§. 4. Ueber den Einfluss constanter galvanischer Ströme auf die Muskeln 121
1. Gesetz der Erregung der Bewegungsnerven durch den elektrischen Strom 121
Ungültigkeit dieses Gesetzes für die Erregung des Muskels 122
Gesetz der Erregung der Empfindungs- und Bewegungsorgane . . . 130
2. Gesetz der Zuckungen 130
Das Nobili'sche Gesetz, Ritter's Ausnahmefälle 131
Das Gesetz der Zuckungen in seiner Anwendung auf die Muskeln . 131
3. Form- und Volumänderung des Muskels bei der Zusammenziehung . . 133
Zeitlicher Verlauf der Zuckung 133
Zweite Versuchsmethode von Helmholtz 135
Einfluss verschiedener Verhältnisse auf den Verlauf der Muskelzusammenziehung 136
Volumänderung des Muskels während der Zusammenziehung 139
4. Ueber einige Veränderungen der Erregbarkeit durch längere Einwirkung constanter galvanischer Ströme 140
5. Ueber den Einfluss constanter galvanischer Ströme auf die Elasticität der Muskeln 148
§ 5. Ueber die Erregung der Muskeln auf nicht-elektrischem Wege 151
Mechanische Einwirkungen 152
Thermische Einwirkungen 152
Chemische Einwirkungen 153
§. 6. Von der selbständigen Reizbarkeit der Muskelfaser 154
Geschichte der Irritabilitätslehre: Haller 155
Die spätere Irritabilitätslehre und ihre Gegner 159
Der Fontana'sche Versuch 160
Bernard's und Koelliker's Versuche mit dem Wooraragift . . . 162
Resultate eigener Versuche 164
§. 7. Zur Theorie der Muskelkräfte 167
Natur der die Zusammenziehung bewirkenden Muskelkräfte 168
Ursache der Elasticitätsänderung bei der Verkürzung 168
Aufgaben einer mechanischen Theorie der Muskelzusammenziehung 174
§. 8. Von der Ermüdung der Muskeln 175
Veränderung des Gesetzes der Dehnungen durch die Ermüdung . . . 176
1. Ueber den Einfluss der Ermüdung auf den zeitlichen Verlauf der Zuckung 178
2. Ueber den Verlauf der Ermüdung 178
A. Verlauf der Ermüdung bei dauernd einwirkender Ermüdungsursache 180
B. Verlauf der Ermüdung bei in Pausen einwirkenden Ermüdungsursachen 187
§. 9. Von den mechanischen Leistungen der Muskeln 195
1. Geschichtliches 195
Das Werk Borelli's de motu animalium 196
Bemerkungen von Désaguliers, de la Hire, Parent 199
Dan. Bernoulli über die Muskelkräfte 201
Euler's theoretische Betrachtungen 201
Experimentelle Prüfung der Euler'schen Formeln durch Schulze . 204
Lambert's Abhandlung über die menschlichen Kräfte 205
Untersuchungen von Coulomb 214

Seite
Langsdorf's Einwürfe gegen die Coulomb'schen Bestimmungen . 218
Physiologische Versuche von Valentin, Schwann 219
Ed. Weber's Untersuchungen 220
2. Von der Wirkungsgrösse der Muskelkraft 225
Veränderlichkeit derselben mit der Belastung und der Erhebungshöhe 226
Einfluss der Ermüdung 227
3. Vom mechanischen Effecte der Muskelarbeit 228
Bestimmung des Gesammteffectes und Veränderlichkeit desselben mit der Ermüdung und Erholung 230
Maximum des Effectes 231
Einfluss der Zeitdauer der Arbeit auf dasselbe 232
Von der Arbeit grösserer Muskelcomplexe 232
Nachträge 234

Einleitung.

Die Mechanik der Muskelbewegung hat zwei Aufgaben, die unabhängig von einander gelöst werden können. Die speciellere dieser Aufgaben beschäftigt sich mit den Bewegungsformen an den einzelnen Theilen des Körpers, sie nimmt nur Rücksicht auf die Grösse und die Richtung der Muskelkräfte und auf die den letzteren durch die Beschaffenheit der Körpertheile sich entgegenstellenden Widerstände; alle Resultate können darum hier abgeleitet werden aus den allgemeinen Sätzen der Bewegungslehre und aus den Ergebnissen der anatomischen Untersuchung.

Die zweite Aufgabe, zu deren Lösung die folgenden Untersuchungen einen Beitrag zu liefern bestimmt sind, beschäftigt sich dagegen mit den Muskelkräften selber; ihr endlicher Zweck ist, die Wirkungsweise der letzteren kennen zu lernen und die Bedingungen aufzufinden, unter denen die Theilchen des Muskelgewebes im Gleichgewichte oder in Bewegung begriffen sind.

Es ist erklärlich, dass diese allgemeine gegenüber der speciellen Lehre von der Muskelbewegung sich noch auf einer etwas unvollkommenen Stufe der Ausbildung befindet, denn die Hülfsmittel für die Erforschung der besonderen Bewegungsformen liegen zur Benützung bereit, und, sobald das anatomische Material zureicht oder die Verhältnisse für die genaue Analyse nicht zu verwickelt sind, hat man nur eine Rechnung mit gegebenen Grössen.

Ganz anders verhält es sich mit der Untersuchung der Muskelkräfte: hier ist Alles durch den physiologischen Versuch zu finden, und dieser hat gerade hier oft mit nicht geringen Hindernissen zu kämpfen.

Diese Hindernisse liegen in der Natur der Muskelbewegung selbst begründet. Es gehört dieselbe, wie der Augenschein lehrt, zu jenen Bewegungsformen, bei denen die bewegenden Kräfte an die bewegte Masse gebunden sind. Alle derartig wirkenden Kräfte sind Molekularkräfte; alle Schwierigkeiten, die überhaupt der Erforschung der letzteren sich entgegenstellen, gelten daher auch für die Muskelkräfte. Alle jene Schwierigkeiten entspringen aber aus dem einen Umstande, dass nicht Moleküle, sondern Körper unserer Unter-

suchung sich darbieten, dass wir daher nicht die Anziehungen und Abstossungen der kleinsten Theile unmittelbar, sondern erst die Resultirenden unendlich vieler, möglicher Weise nach den verschiedensten Richtungen thätiger Kräfte, die überdies mit jeder Distanzänderung der kleinsten Theile sich gleichfalls irgendwie ändern, zu messen vermögen.

Bevor wir unserer eigentlichen Aufgabe uns zuwenden, sei es uns gestattet, einige Andeutungen vorauszuschicken über die Anschauung, die wir uns von der inneren Constitution der organisirten Materie gebildet haben, und die wir zwar keineswegs für eine neue ausgeben, der aber nichtsdestoweniger, so viel wir finden, noch Niemand in einer Weise, wie es unseren eigenen Bedürfnissen entspricht, einen Ausdruck gegeben hat. Es scheint mir namentlich für das Verständniss einiger Abschnitte der folgenden Untersuchung zweckmässig, eine bestimmte leitende Ansicht über den Bau der organisirten Körper und über die Natur der in ihnen wirksamen Kräfte hier voranzustellen. —

Ueber die Eigenschaften der gesammten Körperwelt vermag allein die atomistische Hypothese uns genügenden Aufschluss zu geben, sie ist es, die der Physiker seinen Untersuchungen zu Grunde zu legen gezwungen ist, wenn er über die allgemeinen Eigenschaften der Materie sich Rechenschaft geben will, und sie hat dadurch sich allmälig von der Hypothese zur wohlberechtigten Theorie emporgeschwungen*).

Von dem Philosophen wird zwar die endliche Theilbarkeit der Materie, die Grundannahme der atomistischen Theorie, stets geleugnet werden und geleugnet werden müssen, denn die zergliedernde Vernunft findet nirgends eine Grenze, wo ihr eine fernere Zerlegung bis ins Unendliche fort nicht mehr denkbar ist. Anders der Naturforscher: alle seine Erfahrungen beruhen in letzter Instanz auf der Wahrnehmung seiner Sinne, sei es, dass er sich ihrer allein bedient oder durch künstliche Hülfsmittel sie schärft; und selbst da, wo er in theoretische Speculationen sich verliert, die ganz ausserhalb der Sphäre möglicher Sinneswahrnehmung zu liegen scheinen, muss, wenn diese Speculationen einen Werth haben sollen, eine empirische Basis vorhanden sein, auf der das Gebäude der Theorie sich erhebt und über welche Basis es nicht ausgedehnt werden darf. Jede Sinneswahrneh-

*) Allerdings haben mehrere Mathematiker auch durch Zugrundelegung anderer Hypothesen über die Constitution der Materie, namentlich der sogenannten Contacttheorie, welche die Materie als continuirlich den Raum erfüllend betrachtet und daher der unmittelbaren Anschauung am meisten sich anschliesst, einzelne Theile der Molekularphysik mit Erfolg behandelt. Aber dem Gesammtgebiete der Naturerscheinungen fügt sich bisjetzt allein die atomistische Theorie. —

mung hat aber eine Grenze, und so hat auch die zergliedernde Naturwissenschaft eine Grenze, über die hinaus sie nicht weiter zerlegen kann, sie muss, indem sie die Materie in ihre Bestandtheile auflöst, zuletzt an gewissen Elementen von endlicher Grösse stehen bleiben, über die sie nicht mehr hinaus kann. Diese Grenze ist eine ganz relative, sie wird wahrscheinlich immer weiter sich ausdehnen, je weiter die Wissenschaft fortschreitet, dass es aber eine Grenze immer geben muss, ist eine nothwendige Folge unserer sinnlichen Beschränktheit.

Allerdings sind schon diejenigen Elemente, in die wir heute die Materie zerlegen, bei weitem nicht mehr der unmittelbaren Wahrnehmung unserer Sinne, auch mit Herbeiziehung der besten uns zu Gebote stehenden Hülfsmittel, zugänglich. Aber das ist gerade der grosse Sieg, den die Naturwissenschaft in unseren Tagen errungen hat, dass sie, von den einfachsten, greifbaren Thatsachen aus sich emporhebend, zu einem Standpunkte gelangt ist, von dem aus sie über Dinge, die lange nicht mehr sinnlich wahrnehmbar sind, mit einer nahezu ebenso grossen Sicherheit zu schliessen berechtigt ist, wie über die einfachsten Sinneserscheinungen; mit Hülfe des überlegenden Verstandes hat sie sich eine mittelbare Sinneswahrnehmung geschaffen, die der unmittelbaren fast gleichberechtigt ist.

Die atomistische Theorie hat in dem Maasse ihre Ausbildung erhalten, als sie durch die Wissenschaft gefordert wurde. Die Chemie führte zuerst auf den Begriff des einfachen körperlichen Atoms, die Optik forderte dann noch die Annahme einer der Schweranziehung nicht folgenden Materie, des Aethers, in den Zwischenräumen der Atome, die Physik der Molekularwirkungen endlich bedurfte noch einer näheren Bestimmung des Verhältnisses zwischen Körper- und Aetheratomen; sie musste annehmen, dass die Grösse der letzteren ungemein klein sei im Verhältniss zur Grösse der ersteren, dass die Aetheratome gegenseitig eine abstossende, die Körperatome hingegen eine anziehende Kraft auf einander sowohl als auf den Aether ausübten, so dass dieser den Atomen anhaftet, und man sich an jedes Atom eine anziehende und eine abstossende Wirkung gebunden denken kann, von denen die letztere bei wachsender Atomdistanz rascher abnimmt als die erstere.

Mit Zugrundelegung dieser einfachen Annahmen gelingt es nun in der That, alle Eigenschaften und alle Veränderungen der Körper sich hinreichend zu erklären, so unendlich auch die Mannigfaltigkeit ist, welche die uns umgebende Körperwelt bietet.

Zwei Ursachen giebt uns sogleich die atomistische Theorie an die Hand, die beide möglicher Weise der Verschiedenheit zweier gegebener Körper zum Grunde liegen können: es könnte erstens der Fall sein, dass schon zwischen den Atomen beider eine innere Verschiedenheit stattfände, dass ein Atom vom ersten eine ganz andere Beschaf-

fenheit hätte als ein Atom vom zweiten; oder es könnte die Verschiedenheit ausgehen von den Zwischenräumen der Atome und von dem in diesen vorhandenen Aether.

Und wirklich zeigt es sich, dass wir auf Beides Rücksicht zu nehmen haben.

Eine innere Verschiedenheit der Atome müssen wir annehmen zur Erklärung der chemischen Unterschiede der Körper. Aus einer verschiedenen Distanz der Atome und somit aus einer verschiedenen Menge des ihre Zwischenräume erfüllenden Aethers können wir allein die Unterschiede der Aggregatzustände erklären. Die verschiedenen physischen Eigenschaften, die einem und demselben Stoffe in den verschiedenen Aggregatzuständen zukommen, lassen sich vollkommen ableiten aus der Voraussetzung, die wir über die zwischen den Atomen thätigen anziehenden und abstossenden Wirkungen gemacht haben.

Und ähnlich wie die Eigenschaften der Materie in ihrem ruhenden Zustande aus den Eigenschaften ihrer Elemente erklärt werden können, ist dies mit allen Umwandlungen, welche dieselbe erleidet, der Fall. Alle Veränderungen in der Körperwelt lassen sich höchst wahrscheinlich, sobald die Untersuchung hinreichend weit gediehen ist, zurückführen auf Bewegungen der Körper- oder Aetheratome.

Wenden wir uns von der Betrachtung der Materie im Allgemeinen zu der organisirten Materie insbesondere, so sehen wir: die festen Stoffe, die Flüssigkeiten, die Gase, welche die organisirten Körper zusammensetzen, haben alle wesentlichen Eigenschaften mit den ähnlichen Stoffen der unorganischen Körperwelt gemein. Auch ihnen liegen chemisch differente Atome zum Grunde, welche mit verschiedener Innigkeit an einander gebunden sind und dadurch in verschiedenen Aggregatzuständen auftreten, in welchen ihnen die analogen physischen Eigenschaften zukommen wie anderen Körpern ähnlicher Constitution. Wir müssen daher annehmen, dass auch die organisirte Materie aus kleinsten, durch unsere Hülfsmittel nicht mehr theilbaren Theilen, aus Körper- und Aetheratomen, zusammengesetzt sei, und es kann somit hierin ein wesentlicher Unterschied zwischen belebten und unbelebten Körpern nicht liegen.

Aber doch zeigt schon der erste Augenschein selbst der äusseren Unterschiede genug. Ein lebender Körper ist stets ein bestimmt gestaltetes, bis zu einer gewissen Grenze für sich abgeschlossenes Individuum, das eine nothwendig auf einer gewissen Gesetzmässigkeit beruhende Constanz der Form und der Zusammensetzung zeigt. — Alle unbelebten Körper sind blosse Atomenaggregate; sind die einfachen oder zusammengesetzten Atome gleichartig, so ist der Körper homogen, sind sie ungleichartig, so ist er ein Gemenge. — Der homogene Körper kann nun allerdings gleichfalls als Individuum auftreten, und es ist dies bei festen Körpern vielleicht sogar die Norm;

dies ist dann der Fall, wenn seine Moleküle in der Weise regelmässig sich lagern, dass er die Krystallform annimmt. Den Krystall hat man darum mit Recht das anorganische Individuum genannt. Aber zwischen dem Krystall und der organischen Individualität finden sich sehr wesentliche Verschiedenheiten, und die Hauptdifferenz ist eben die Gleichartigkeit des Krystalls. Bekanntlich krystallisiren die Körper nur, wenn sie bis zu einem gewissen Grade innere Gleichartigkeit besitzen, wenn sie chemisch rein sind. Bei den organisirten Wesen finden wir hingegen eine sehr grosse Verschiedenheit der Form sowohl wie der inneren Zusammensetzung: was allein das organische Wesen zum Individuum macht, ist, dass diese Verschiedenheit keine zufällige ist, sondern bei einer und derselben Thiergruppe mit Nothwendigkeit in einer und derselben Weise auftritt, und dass die in ihrer Form und Zusammensetzung differenten Elemente so zu einander gruppirt sind, dass dadurch ein Ganzes entsteht, welches einheitlicher Leistungen fähig ist, der Organismus.

Steigen wir aber weiter von der Betrachtung des Ganzen herab zu der Untersuchung seiner Theile, so zeigt es sich, dass auch in diesen noch jene bestimmte Gesetzmässigkeit der Form und der Zusammensetzung sich bewahrt, die wir am Ganzen beobachtet haben. Hierzu aber genügt es nicht, bei dem fertigen Organismus stehen zu bleiben, sondern wir müssen zu dem werdenden, zu dem sich entwickelnden zurückgehen. Dann finden wir, dass alle Theile eines organisirten Körpers aus Gebilden hervorgehen, die überall von analoger Form und Zusammensetzung, in denen also die Atome immer in analoger Weise geordnet sind. Wir treffen so bei der Zergliederung organischer Wesen schliesslich auf ein Gleichartiges, und dies Gleichartige ist die elementare Zelle. Die Zelle ist aber dadurch, dass sie der Stoffaufnahme, der Ernährung, und in Folge dessen einer bestimmten Entwickelung fähig ist, der letzte Grund aller der Ernährungs- und Entwickelungsvorgänge, die wir am ganzen Organismus beobachten.

Wir sind auf diese Art der grossen Differenz, welche zwischen der organischen und der anorganischen Individualität obwaltet, etwas näher getreten. Im anorganischen Individuum sind gleichartige Atome nach gewissen Richtungen geordnet, die letzten Körpereinheiten, auf die wir zurückgehen müssen, sind daher hier die Atome. Im organischen Individuum finden wir diese Atome noch in bestimmter Weise zu ferneren Elementen gruppirt, die unseren Sinnen unmittelbar zugänglich sind, und von denen wesentlich die Ernährungs- und Entwickelungserscheinungen, über welche uns die Vorgänge zwischen den Atomen an und für sich keine Rechenschaft geben können, abhängen, und erst diese ferneren Elemente, die Zellen, und die aus den Zellen hervorgegangenen Gewebe setzen dann schliesslich den ganzen Körper zusammen.

Dass die Zelle unserer Sinneswahrnehmung noch zugänglich ist, ist ein glücklicher Zufall. Gesetzt aber, sie wäre es nicht, so müssten wir, wenn auch die besondere Form dieses Elementes uns nur durch die Beobachtung gegeben werden konnte, doch aus den allgemeinen Lebensvorgängen auf sie mit eben der Sicherheit schliessen, mit der wir nach den Eigenschaften der gesammten Materie die Existenz von Atomen annehmen.

Wir mussten, um die Einheit herauszufinden, welche dem organischen Individuum zu Grunde liegt, zurückgehen auf die Entwickelungsgeschichte der Gewebe, sie führte uns auf die Zelle als letztes Element. Man kann nun offenbar noch weiter zurückgehen und fragen: wie entsteht jene Masse zelliger Elemente, welche zusammengefasst den Organismus bildet? aus was geht jede einzelne hervor? setzt sie sich unmittelbar aus den Atomen zusammen oder liegt zwischen dem Atom und der Zelle noch irgend eine andere Einheit? Wäre das letztere der Fall, so müssten wir natürlich diese als das organische Element und die Zelle erst in zweiter Ordnung als solches gelten lassen.

Ueberall, wo die Beobachtung möglich ist, findet man nun, dass eine Zelle immer aus einer präexistirenden Zelle hervorgeht, und dieser Process erfolgt fast in allen Fällen in der Weise, dass die ursprüngliche, nachdem sie durch Stoffaufnahme sich vergrössert hat, in eine Vielheit gleichartiger Zellen zerfällt, von denen jede einzelne, nachdem sie auf dem Wege der Ernährung sich dazu befähigt hat, diesen Vermehrungsprocess wieder von Neuem beginnen kann. Verfolgen wir alle Elemente des fertigen Organismus auf ihre erste Stufe zurück, so ist das Schlussglied der Reihe, bei dem wir stehen bleiben, nur eine Zelle, die Eizelle. — Aus den successiven Zellengenerationen, welche aus der Eizelle hervorgehen, und aus den Geweben, zu welchen sie zusammentreten, baut der Organismus sich auf.

Die Eizelle selbst aber hat sich gleichfalls nicht unmittelbar aus anorganischen Atomen zusammengesetzt, sondern sie hat sich von einem Zellencomplex abgelöst, der einen dem aus dem Ei sich entwickelnden gleichartigen Organismus bildete. Verfolgen wir die Entwickelung jenes Mutterorganismus, so wiederholt sich hier nochmals der nämliche Verlauf, und, wie weit wir auch in der Geschichte der Art zurückgehen mögen, stets erneut sich derselbe Kreis von Erscheinungen; wir haben eine unendliche Reihe vor uns, deren letztes Glied die empirische Naturforschung bis jetzt nicht aufzufinden vermochte, von dem sie sich begnügen musste festzustellen, dass es innerhalb des Gesichtskreises unserer Erfahrungen nicht auffindbar ist; und insofern haben wir es als ein für die heutige Natur unwiderlegtes Gesetz zu betrachten, dass jede Zelle aus einer präexistirenden Zelle

und jeder Organismus aus einem vorhandenen Organismus hervorgeht.

Die Unterscheidung der Zellen als näherer Elemente und der Atome als entfernterer Elemente ist keineswegs für das Verständniss der gesammten Lebenserscheinungen gleichgültig. Wir werden bei der Zergliederung dieser ebenso wenig ausreichen, wenn wir lediglich an die Zelle und ihre verschiedenen Formumwandlungen uns halten, als wenn wir bestrebt sind, den Organismus unmittelbar aus Atomen uns aufzubauen. Dennoch hat man nicht immer der Einseitigkeit beider Anschauungen zu entgehen gewusst. Es hat sich einerseits eine morphologische oder systematische, andererseits eine mechanische Auffassung der Lebenserscheinungen gebildet, die sich feindlich gegenüberstehen.

Dem Systematiker ist die Zelle die letzte organische Einheit, er nimmt sie als ein der Erfahrung Gegebenes hin, dessen erste Entstehung unserer Forschung ebenso wenig zugänglich ist, als die Entstehung des Atoms. Er betrachtet es daher lediglich als die Aufgabe der organischen Naturwissenschaft, der Lebensgeschichte der Zelle nachzugehen, die Metamorphosen, die sie erleidet, zu verfolgen, und so das der Form und der Entstehung nach Aehnliche mit einander zu verknüpfen. Auf diese Weise bringt er die complicirten Entwickelungs- und Gattungsreihen der organischen Welt in ein System, das lediglich aus einem gewissen morphologischen Sinne hervorgegangen ist, der das Aehnliche auch aus den verwickeltsten Formen, die einer geometrischen Analyse lange nicht mehr zugänglich sind, herauszufühlen weiss. Indem aber der Systematiker die Zelle als Element betrachtet, das keiner wenigstens für das Verständniss der organischen Natur nutzbringenden Zergliederung mehr fähig ist, sucht er auch die einzelnen Lebensvorgänge zurückzuführen auf die Eigenschaften der elementaren Zelle, er sucht sie gewissermaassen aus den Bedürfnissen der Zelle abzuleiten, und, indem er so weit geht, verirrt er sich in ein Labyrinth teleologischer Schlussfolgerungen, die nur eine scheinbare Befriedigung gewähren können, weil sie niemals auf den Grund der Dinge zurückgehen.

Anders verfährt der Organomechaniker. Die letzte gegebene Einheit, in welche die gesammte Materie sich auflöst, ist ihm das Atom. Aus den Atomen sucht er sich die ganze materielle Welt und darum auch die Zelle und die aus der Zelle hervorgegangenen Formen aufzubauen, er fühlt sich hierzu berechtigt, weil in der That die weitere Zergliederung der Zelle ihn schliesslich auf differente Atome zurückführt. Aber indem er die Zelle aus den Atomen unmittelbar sich construirt, indem er ihre Formumwandlungen aus den einfachsten Atombewegungen herzuleiten sucht, wird ihm die Zelle ein zufälliges Product, das sich bildet, weil im Organismus die Verhältnisse gerade

seiner Bildung günstig sind, das aber, wenn es sich um die Zergliederung der organisirten Materie handelt, unberücksichtigt bleibt. So reisst der Atomistiker gewaltsam die Scheidewand nieder, die seit lange zwischen organischer und anorganischer Welt errichtet wurde, und mit ihr tritt er zugleich alle die Errungenschaften zu Boden, welche die systematische Forschung der Wissenschaft gesichert hat, und welche zum Theil wahrhaftig nicht geringer zu achten sind, als die glänzendsten Entdeckungen im Bereich der physikalischen Naturwissenschaften: Urzeugung und freie Zellenbildung, die erstere einst der Lieblingsgegenstand einer mystischen Naturphilosophie und beide soeben erst niedergekämpft durch die nüchterne Beobachtung, erheben — kaum ist es glaublich — von Neuem ihre Häupter im Heerlager der exacten Physiologie!

Es lässt sich nicht leugnen, dass die systematische wie die atomistische Naturanschauung in der organischen Physik bis zu einem gewissen Punkte wohl berechtigt sind. Die letzten Elemente sind uns auch in der organischen Physik die Atome, über viele Eigenschaften organisirter Körper und über viele Vorgänge an denselben können sie uns vollkommen genügende Rechenschaft geben, so namentlich da, wo nicht der Organismus als Ganzes oder speciell das Leben einzelner Zellen in Betracht kommt. Dies ist z. B. der Fall in den meisten Theilen der Nerven- und Muskelphysik, sie sind daher mit vielem Erfolge fast durchweg ganz von dem Standpunkte der anorganischen Physik aus bearbeitet worden. Dagegen muss bei der Betrachtung der Ernährung und des Stoffwechsels schon sehr die Zelle zur Erklärung herbeigezogen werden, denn sie ist eine wesentliche Bedingung jener Vorgänge; schon die Diffusion durch Scheidewände, die den Ausgangspunkt der Lehre von der Ernährung bildet, und die so ganz der organischen Physik zufällt, ist nur durch die besondere Structur der organisirten Körper ermöglicht.

Die einfache Zelle besteht, ihrem Bau nach betrachtet, aus einer festen von Poren durchsetzten Hülle und aus einem flüssigen, meistens gleichfalls noch feste Theile frei schwimmend enthaltenden Inhalt; jedes aus Zellen und Zellenderivaten aufgebaute Gewebe ist also ein Körper, der von einer unendlichen Menge der feinsten, nach allen Richtungen mit einander communicirenden capillaren Röhrchen durchzogen ist, die theils bloss Flüssigkeit, theils kleinere feste Theile enthalten, und die durch unendlich dünne Scheidewände getrennt sind. In den meisten organischen Geweben sind daher Canalsysteme verschiedener Ordnung zu unterscheiden. So haben wir z. B. im menschlichen Körper erstens die Gefässe, die schon der gröberen anatomischen Untersuchung zugänglich sind, zweitens feinere Canäle und Gewebslücken, die erst mittelst des Mikroskopes wahrgenommen werden, ausserdem aber haben wir drittens wenigstens in allen feuchten

Geweben ein noch feineres, mit Flüssigkeit erfülltes Lückensystem anzunehmen, das auch mittelst optischer Hülfsmittel nicht mehr wahrnehmbar ist, und das wir nur aus der physikalischen Beschaffenheit dieser Gewebe erschliessen. Der Grad der Imbibitionsfähigkeit der organisirten Körper hängt wesentlich von der Ausbildung dieses letzteren Lücken- und Canalsystems ab. Dass eine imbibirte Flüssigkeit nur in Gewebslücken enthalten sein kann, ist an und für sich klar, da ja die Moleküle zweier wenn auch sehr innig mechanisch mit einander verbundener Körper doch nur neben einander gelagert sein können. Es entspricht dieses Canalsystem dritter Ordnung in den Geweben den Poren in der Wandung der einfachen thierischen Zelle, die gleichfalls meistens nicht mehr wahrnehmbar sind.

Ein solcher von Canälen und Lücken der verschiedensten Grösse durchzogener Körper ist, wenn man sich noch ein reges Leben chemischer Umwandlungen in jedem kleinsten Bezirke hinzudenkt, wie man von vornherein einsieht, vor allen anderen zu einem steten Stoffaustausch geeignet.

Aber noch mehr: wir müssen selbst diese besondere Structur schon zu Hülfe nehmen, wenn wir uns bloss über gewisse äussere Eigenschaften organisirter Körper, die zwar im Allgemeinen aus der atomistischen Theorie ableitbar sind, vollständige Rechenschaft geben wollen. So verhält es sich z. B. mit den Cohäsions- und Elasticitätsverhältnissen. Die organischen Gewebe stimmen in diesen mechanischen Eigenschaften mit allen übrigen Körpern so weit überein, dass wir auch bei ihnen zunächst auf die Atome zurückgehen müssen; aber sie unterscheiden sich hier schon durch einige Besonderheiten, zu deren Erklärung die Atome nicht mehr ausreichen, die wir aber einst vielleicht mit eben der Schärfe aus der besonderen zelligen Structur der organisirten Körper werden ableiten können, wie jetzt die allgemeinen Elasticitätsgesetze aus der atomistischen Theorie.

Vollends nicht mehr entbehren können wir der Zelle, wenn es sich darum handelt, nicht den fertigen, sondern den werdenden Organismus zu betrachten, bei der Entstehungs- und Entwickelungsgeschichte. Die Entwickelungsgeschichte ist nichts anderes als die Lebensgeschichte der organischen Zelle, die uns bis jetzt nur in ihren Formumwandlungen, nicht nach den sie etwa zusammensetzenden elementaren Bewegungen bekannt ist, die wir daher allein aus der Zelle ableiten können; und jetzt schon hier die Atome herbeizuziehen, droht uns in das Bereich überwundener Hypothesen zurückzuführen.

Aber freilich würde man uns, wenn wir für immer auf dieser Stufe stehen bleiben wollten, mit Recht den Vorwurf machen, dass wir uns dadurch mit Absicht jede tiefere Einsicht abgeschnitten haben; gewiss ist es sogar ein nicht unberechtigtes Bestreben, wenn man schon jetzt sich um einen Schritt weiter wagt und nach bestem Ein-

sehen die Lücke, die sich zwischen dem Atom und der Zelle noch vorfindet, auszufüllen sucht.

Auf die Art, wie dieses möglich ist, näher einzugehen, liegt unserem nächsten Zwecke allzufern, doch wollen wir folgende Bemerkung nicht unterdrücken.

Es scheint uns, dass man hier den Anforderungen nicht Genüge geleistet hat, wenn man sich begnügt, die Zelle als einen Niederschlag aus eiweissreichen Flüssigkeiten zu betrachten und demnach aus der bekannten Entstehungsweise hautförmiger oder kugelförmiger Gerinnsel die Bildung der Zelle herzuleiten; denn die Form macht noch nicht die Zelle, diese ist allein charakterisirt durch die in ihr vorgehenden Processe, durch ihre Ernährungs- und Vermehrungsfähigkeit.

Ebenso wenig scheint uns aber für die Erklärung viel gewonnen zu sein, wenn man diese letzteren Eigenschaften, da sie in der That der Zelle ebenso inhärent sind, als dem Atome die Anziehung gegen seinesgleichen, für Aeusserungen einheitlicher Kräfte hält, die von einer Zelle auf die andere sich forterbten, und die man typische oder Gestaltungskräfte zu benennen pflegt.

Alle denkbaren Atombewegungen sind, so weit die Erfahrung zeigt, zurückführbar auf die Grundsätze der Mechanik; derartige Gestaltungskräfte aber, wie man sie für die organische Physik postulirt hat, würden nicht mehr nach mechanischen Principien beurtheilt werden können, sie würden Gesetzen unterworfen sein, deren scharfe Formulirung noch erst aufzufinden wäre. Es lässt sich von vornherein durchaus nicht behaupten, dass dies nicht so sein könnte, und es ist darum jene Ansicht durchaus nicht unberechtigt.

Aber es muss dagegen einerseits erwogen werden, dass es überhaupt eine gewisse Unwahrscheinlichkeit hat, zwei in ihrer Wirkungsweise von Grund aus verschiedene Formen bewegender Kräfte anzunehmen, und diese Unwahrscheinlichkeit wird noch grösser, wenn man vollends voraussetzt, dass jene Kräfte in einem und demselben Körper gewissermaassen selbständig neben einander herliefen und doch nicht von einander unabhängig gedacht werden könnten; andererseits ist zu bedenken, dass überall, wo die Zergliederung auch der verwickeltsten Bewegungserscheinungen bis zu einem gewissen Punkte vorzudringen vermochte, diese sich auflösten in eine Reihe einfacherer, nach mechanischen Gesetzen erfolgender Bewegungen. Diese Gesetze haben daher für uns wenigstens die Berechtigung erlangt, dass wir scheinbare Ausnahmefälle so lange misstrauisch entgegennehmen, als man nicht den Beweis geführt hat, dass ihre mechanische Herleitung unmöglich ist, und als man nicht gleichfalls sie auf bestimmte Axiome zurückzuführen vermag.

Dass ein horizontal fortgeworfener Körper sich nicht geradlinig weiter bewegt, sondern eine Parabel beschreibt, würde für den, der

von der Schwerkraft keine Kenntniss hätte, ganz ebenso unverständlich sein wie die complicirten Formumwandlungen, welche die organische Zelle einzugehen pflegt. Liegt es also nicht nahe zu glauben, dass wir auch hier den Fehler machen, einer einheitlichen Kraft zuzuschreiben, was wir aus einer grossen Summe von Kräften ableiten müssten, von denen jede einzelne auf dieselbe Weise wie alle übrigen bewegenden Kräfte in der Natur, d. h. nach mechanischen Gesetzen wirksam ist?

In der That, wenn es sich darum handelt, den complicirten und doch einheitlichen Erscheinungen des Zellenlebens eine mit den übrigen Naturerscheinungen im Einklang stehende Hypothese zu Grunde zu legen, so müssen wir dieselben auf eine Resultante der Atomkräfte zurückführen, welche Resultante an der Zelle in öfterer Wiederholung eine sich analog bleibende Reihe von Vorgängen herbeiführt, jene Reihe von Vorgängen, die wir als Geschichte der Zelle, des Individuums oder der Art bezeichnen *).

Damit haben wir freilich bis jetzt für die wahre Erklärung nicht viel mehr gewonnen, als durch die Annahme einheitlicher Gestaltungskräfte, und es ist darum auch bis jetzt für die wissenschaftliche Methode ziemlich gleichgültig, welcher dieser Ansichten man folgt. In beiden Fällen können wir die Bewegungen, die dem Zellenleben zu Grunde liegen, als cyklische Bewegungen betrachten, die in bestimmten Perioden an immer neuen Atomgruppen wieder die ähnlichen Formen herbeiführen, und die uns z. B. das einfache Bild der auf einem ruhenden Wasserspiegel eintretenden Vorgänge veranschaulicht, wenn irgendwo auf demselben ein Wassertheilchen momentan aus seiner Lage gebracht wurde. Nachdem eine Atomgruppe in ihrer Bewegung bis zu einem bestimmten Punkte gelangt ist, zieht sie eine neue Atomgruppe in die analoge Bewegung, und so sehen wir verschiedene Theile der Materie in periodischer Aufeinanderfolge dieselbe Reihe von Zuständen durchlaufen.

Um mit der Zeit einen tieferen Blick zu thun in die Mechanik der Zellenbildung, dazu stehen der Untersuchung zwei Wege offen: sie kann entweder den Bedingungen nachforschen, unter denen die erste Zelle entstand, und dann, synthetisch verfahrend, von da aus allmälig die Formen ableiten, welche die Zelle successiv im Laufe der

*) Man hat sich dieser Anschauung genähert, wenn man sagt: die in der Zelle vorhandene typische Kraft regenerire sich aus den Atomkräften. Dieser Ausdruck ist jedoch insofern gefährlich, als man damit stillschweigend der resultirenden Gesammtbewegung einen rückbestimmenden Einfluss auf die sie zusammensetzenden Elementarbewegungen zuzugestehen scheint. Dies aber ist ebenso wenig denkbar, als die parabolische Bahn für den horizontal geworfenen Körper vorausbestimmend ist und diesen verhindert, eine andere Bahn einzuschlagen, wenn noch eine dritte Kraft, z. B. ein Windstoss, auf ihn einzuwirken beginnt.

Zeit annahm; oder aber sie kann den Formumwandlungen der gegebenen Zellen nachgehen und diese analysirend schliesslich auf die elementaren Bewegungen zurückkommen, aus denen sie resultiren.

Der erste Weg dürfte, wenn man ihn auch, wie es scheint, da und dort hat versuchen wollen, für jetzt als ein unmöglicher bezeichnet werden, da der Beginn jener Atombewegungen der Zelle und daher die Wirksamkeit ihrer uns sichtbaren Resultanten sich aus einer Zeit herüber erstreckt, die ausserhalb des Bereichs unserer Erfahrungen liegt, und da in der jetzt bestehenden Welt erfahrungsgemäss ein Hervorgehen derartiger Resultanten von unbegrenzter Dauer aus einzelnen Atomwirkungen nicht mehr stattfindet, so dass unzweifelhaft zu ihrer ersten Hervorrufung, d. h. zur freien Bildung der lebensfähigen Zelle, das Zusammenwirken ganz besonderer Umstände erforderlich war, wie es die heutige Natur nicht mehr bietet. — Der zweite Weg hingegen ist der naheliegendste und darum naturgemässe; er ist es, den die Morphologie eingeschlagen hat, er ist derselbe, den alle empirischen Wissenschaften zu nehmen pflegen, und deshalb auch nicht principiell, sondern nur bisweilen der Form nach verschieden von der physikalischen Forschungsmethode, insoweit diese gleichfalls noch in ihrem inductiven Stadium begriffen ist, der Form nach deshalb, weil hier die Zergliederung der Erscheinungen bereits bis zu einer verhältnissmässig weiteren Grenze möglich war als dort. Voraussichtlich wird aber auch dieser äussere Unterschied um so mehr schwinden, je mehr das Gesammtgebiet unserer Wissenschaft eine gleichmässige Bearbeitung erfährt, und dann werden gerade diejenigen Aufgaben, die jetzt der sogenannten systematischen Forschung zufallen, es sein, welche die Grundfragen der organischen Physik zu lösen bestimmt sind.

Wir kennen das Muskelgewebe in zwei Zuständen, denen meistens verschiedene äussere Formen entsprechen, in deren jeder der Muskel sich im Gleichgewichte befinden kann; der Wechsel zwischen diesen verschiedenen Gleichgewichtslagen befähigt ihn zu der eigenthümlichen Art seiner Leistungen.

Wir unterscheiden darum in Hinsicht der Muskelkräfte einen Zustand, in welchem diese nicht wirksam sind, und einen solchen, in dem sie auf den Muskel einwirken und denselben zu verkürzen streben, einen Ruhezustand und einen Bewegungszustand.

Es sind diese Ausdrücke nicht gleichbedeutend mit Ruhe und Bewegung; denn es können nicht nur die Theilchen des Muskels während des Freiwerdens ihrer bewegenden Kräfte in Ruhe verbleiben, sondern es ändert derselbe auch, und zwar nothwendig, seine Form wieder, wenn jene aufgehört haben, ihn zur Zusammenziehung zu bringen: wir bekennen also einen ruhenden Bewegungszustand und einen bewegten Ruhezustand.

Im Ruhezustande werden die Formänderungen, die der Muskel durch äussere Einwirkungen erfährt, die Widerstände, die er ihnen entgegensetzt, lediglich bedingt durch seine elastischen Eigenschaften; im Bewegungszustande ausser durch diese noch durch die Stärke und die Dauer der Zusammenziehung. Im Muskelgewebe ist also eine doppelte Art bewegender Molekularkräfte wirksam, die einen beständig, die anderen nur zeitweise.

Die Elasticität ist bekanntlich die Eigenschaft der Körper, äusseren formändernden Einwirkungen einen Widerstand entgegenzusetzen, sie ist proportional der Grösse dieses Widerstandes, und demnach um so grösser, je kleiner die Formänderung ist, die eine gegebene äussere Kraft hervorzubringen vermag; man nennt sie ausserdem vollkommen, wenn der Körper, nachdem die Kraft aufgehört hat auf ihn zu wirken, wieder vollständig seine frühere Form annimmt, die Elasticität ist also um so vollkommener, je geringer die bleibende Verschiebung ist, welche die Theilchen des untersuchten Körpers erleiden.

Die Elasticität wirkt, dem Gesagten zufolge, stets in einer Richtung, die der Richtung der äusseren formändernden Kräfte entgegengesetzt ist; je nachdem ein Druck oder ein Zug auf einen Körper einwirkt, sind seine elastischen Kräfte abstossende oder anziehende. Man geht daher von der Annahme aus, dass diese Kräfte erst Resultanten sind aus den Anziehungen der materiellen Moleküle selber und aus den von dem Aether herrührenden Abstossungen *). Diese Resultante ist Null, wenn gar keine äussere Kraft auf den Körper einwirkt, wenn wir also denken, dass dieser im leeren Raume sich befände und selbst gewichtslos wäre; sie ist überdies eine unbekannte Function des Abstandes der Moleküle von einander und wird verschwindend klein, sobald dieser Abstand eine messbare Grösse erreicht hat **).

---

*) Aus anziehenden und abstossenden Wirkungen scheinen die Elasticitätserscheinungen zuerst von Navier (Mémoires de l'Acad., 1827, tome VII, p. 376) hergeleitet worden zu sein; seine Hypothese ist dann von Poisson in seiner classischen Abhandlung (ebendaselbst 1829, tome VIII, p. 357) adoptirt worden. In einer früheren Arbeit (Mém. de l'Acad. 1812, p. 167) war dieser lediglich von einer Repulsivkraft der Moleküle ausgegangen, was aber nur für die Betrachtung einer elastischen Fläche ausreichte.

**) Die theoretischen Untersuchungen über die Elasticität fester Körper rühren vorzugsweise von Navier, Poisson, Cauchy, Lamé und Anderen her. Dadurch dass diese Mathematiker zu sehr übereinstimmenden Resultaten geführt wurden, obgleich meistens von verschiedenen Gesichtspunkten ausgehend, glaubte man, jenen Resultaten hinreichendes Zutrauen schenken zu dürfen. Nichtsdestoweniger scheint das Experiment sie nicht überall zu bestätigen; so hat namentlich Wertheim (Annales de chim. et de phys. 3. Sér., tome XXIII, p. 52) nachgewiesen, dass die Volumänderungen, welche die Körper bei der Dehnung erfahren, andere sind als die aus den von Poisson hierfür aufgestellten Formeln berechneten. Einen wei-

Wenn schon in Hinsicht der elastischen Kräfte unsere Kenntnisse sehr mangelhaft sind, so gilt dies in noch viel höherem Maasse von den zuckungerregenden Kräften des Muskels. Bei der Elasticität findet sich noch eine Einheit der Ursache; die Bedingung, unter welcher allein und unter welcher stets die elastischen Kräfte frei werden, sind äussere Druck- oder Zugkräfte, da aber solchen in der Wirklichkeit jeder Körper stets unterworfen ist, so sind auch jene Kräfte stets vorhanden, und es kann nur ihre Grösse und Richtung eine verschiedene sein. — Bei der Muskelzusammenziehung sehen wir eine grosse Mannigfaltigkeit oft scheinbar wenig übereinstimmender Ursachen, und da diese verhältnissmässig selten auf den Muskel einwirken, so treten auch die zuckungerregenden Kräfte gewöhnlich nur in grösseren Zeitzwischenräumen in Thätigkeit. Die Richtung der Muskelkräfte ist zwar immer dieselbe, sie wirken stets in der Richtung der Länge der Primitivbündel und streben diese zu verkürzen, aber ihre Stärke ist unendlich verschieden und selbst da, wo man die Art, ja die Grösse der erregenden Ursache kennt, nicht voraus bestimmbar; sie ist abhängig von wandelbaren Zuständen des bewegten Organs und, insofern dieses Theil eines Organismus ist, oft auch abhängig von den Veränderungen des letzteren.

Angesichts dieser verwickelten Verhältnisse, die wir hier nur in ihren allgemeinen Umrissen angedeutet haben, kann natürlich nicht die Rede davon sein, die Bewegungserscheinungen am Muskelgewebe bis auf ihre Elemente zurück analytisch zu verfolgen, sondern wir sind mehr oder weniger angewiesen auf eine Aneinanderreihung vereinzelter Beobachtungen, die wir aber suchen werden, möglichst in der Folge zu geben, wie es eine exactere Zergliederung fordern würde, um einer solchen wenigstens vorzuarbeiten.

Wir gehen aus von der Untersuchung des Ruhezustandes. Hier betrachten wir den Muskel als elastischen Körper und beschäftigen uns mit denjenigen Veränderungen, welche er in seinen elastischen Eigenschaften durch die normalen Lebenseinflüsse während der Ruhe, sowie durch die Einflüsse des Todes erleidet. — Wir gehen dann über zu der Untersuchung des Bewegungszustandes. Hier haben wir zuerst die Frage zu beantworten, inwiefern dieser zweite Zustand des Gleichgewichts verbunden ist mit Aenderungen der Elasticität; dies führt uns auf die Betrachtung der Muskelkräfte und ihrer Beziehung zu den elastischen Kräften. Dann bleibt noch das Studium der Ermüdung übrig, um schliesslich die mechanischen Leistungen des Muskels der Untersuchung zu unterwerfen.

---

teren Umstand, welcher in der Theorie noch nicht berücksichtigt ist, werden wir bei Gelegenheit der elastischen Nachwirkung besprechen. Vergl. hierüber a. Clausius in Pogg. Annal. 1849, Bd. CLII, S. 46.

Erster Theil.

Vom Ruhezustande der Muskeln.

§. 1.

Von der Elasticität der thierischen Gewebe im Allgemeinen.

Die Gewebe des Thierkörpers zeigen in ihrer Elasticität mehreres Gemeinsame, dessen Kenntniss uns nothwendig ist, ehe wir uns speciell den elastischen Eigenschaften des Muskelgewebes zuwenden.

Der Einzige, der bis jetzt die thierischen Gewebe einer umfassenden Untersuchung rücksichtlich ihrer Elasticität unterworfen hat, ist Wertheim*); er hat die Elasticität und die Cohäsion der meisten wichtigeren Gewebe (der Knochen, Sehnen, Muskeln, Nerven, Arterien und Venen) bestimmt.

Wertheim ist zu dem wichtigen Resultate gekommen; dass die thierischen Gewebe von allen übrigen Körpern sich dadurch wesentlich unterscheiden, dass die Verlängerungen, die sie durch belastende Gewichte erfahren, nicht proportional diesen Gewichten wachsen, sondern bei steigender Belastung abnehmen**). Wenn man daher auf die Abscissen der Gewichte die Verlängerungen als Ordinaten aufträgt, so soll man nicht eine gerade Linie, sondern eine hyperbolisch gekrümmte Curve erhalten. — Nur bei den Knochen erfolgt die Dehnung, wie bei unorganischen Körpern***), annähernd den Gewichten proportional, und bei allen Geweben nähert sie sich dieser Proportionalität immer mehr mit steigender Eintrocknung; es werden hier die Excentricitäten der Hyperbeln kleiner, bis schliesslich diese in gerade Linien übergehen. Die Gerade ist also die Grenzcurve aller der den

*) Annal. de chim. et de phys., 3me Série, tome XXI, 1847, p. 385.

**) Ein Resultat, zu welchem schon ein Jahr früher Ed. Weber speciell bei den Muskeln gelangt war, s. §. 2.

***) Für diese hat zuerst Rob. Hooke jenes Gesetz („ut tensio sic vis") aufgefunden. (Philos. Tracts and Collections. London 1679.) Es wurde dann durch die genaueren Versuche von s'Gravesand, Young, Coulomb, Tredgold und vielen Anderen bestätigt.

verschiedenen Feuchtigkeitsgraden einer und derselben Substanz entsprechenden Hyperbeln *). Wertheim benutzte zu seinen Versuchen möglichst lange Stücke von annähernd gleichem Querschnitte, die frischen menschlichen Cadavern entnommen waren; er maass die Längen derselben mittelst des Kathetometers zuerst unter dem Einflusse eines Gewichtes und dann nach Wegnahme desselben. So wurden allmälig die Gewichte bis zur Zerreissung gesteigert. — Ein Umstand, welcher der physiologischen Verwerthung der auf diese Weise erlangten Resultate etwas störend in den Weg tritt, ist der, dass sie an Geweben gewonnen sind, in denen die Fäulniss bereits begonnen hatte, wie dies bei menschlichen, der Anatomie entnommenen Leichen, auch wenn sie verhältnissmässig frisch sind, nicht anders möglich ist. Dies dürfte namentlich für die Muskeln gelten, und es ist darauf Wertheim selbst schon aufmerksam geworden, indem er durch die nachträgliche Untersuchung der Gewebe eines frisch geschlachteten Hundes seine Resultate zu corrigiren suchte und eine solche Correction für die Muskeln in der That auch nöthig fand. Immerhin ist diese Correctur unsicher, nicht nur weil sie von einem ganz verschiedenen Thiere gewonnen ist, sondern namentlich wegen der bei Warmblütern sehr rasch nach dem Tode eintretenden Muskelstarre.

Zu bedauern ist ferner, dass Wertheim nicht auch hier (wie bei seinen früheren Untersuchungen an Metallen und Metalllegirungen) auf das Verhältniss der bleibenden zur eigentlich elastischen Dehnung, d. h. zu jener, die nach Wegnahme des Gewichtes wieder verschwindet, Rücksicht genommen hat; vielleicht hat er dies unterlassen wegen der elastischen Nachwirkung, einer Eigenthümlichkeit, die allen diesen Körpern in hohem Maasse zukommt, und die allerdings die Beobachtung bedeutend erschwert.

Die elastische Nachwirkung ist zuerst von W. Weber bei der Untersuchung der Seide beobachtet und von ihm allein genauer studirt worden **). Sie besteht darin, dass ein Körper, wenn man ihn belastet, nicht augenblicklich diejenige Länge annimmt, die dieser Belastung überhaupt entspricht, sondern dass der ersten momentanen Dehnung noch eine sehr allmälige, oft Tage lang dauernde Verlängerung nachfolgt. Diese nachträglichen Dehnungen geschehen mit einer gewissen Gesetzmässigkeit ***), sie sind weder bleibende Deh-

*) Die Verlängerung für eine gegebene Belastung liesse sich darnach aus der Gleichung der Hyperbel $y^2 = ax^2 + bx$ berechnen, worin die Constanten a und b durch zwei Beobachtungen zu bestimmen sind; bei der Eintrocknung wird b immer kleiner und zuletzt $= 0$, es bleibt dann $y = ax$, die Gleichung der geraden Linie, übrig.

**) Pogg. Annal. 1841, Bd. LV, S. 1 (1835, Bd. XXXIV).

***) Die Verlängerung x nach einer Zeit t lässt sich, nach Weber, aus folgender Formel berechnen:

nungen, noch beruhen sie auf einer Aenderung der Elasticität, denn nach einer Entlastung treten die Verkürzungen in derselben Reihenfolge auf, wie nach einer Belastung die Verlängerungen.

Man glaubte Anfangs, die elastische Nachwirkung komme allein gewissen Körpern organischen Ursprunges (wie der Seide, dem Kautschuk) zu, und noch Wertheim scheint sich der Ansicht hinzuneigen, dass dieselbe durch den Wassergehalt der organischen Gewebe bedingt sei, was allerdings in dem Umstande, dass sie bei der Eintrocknung bedeutend abnimmt, eine scheinbare Bestätigung findet. Doch ist man neuerdings auf Erscheinungen aufmerksam geworden, die man an unorganischen Körpern, z. B. an Metallen, beobachtet hat, und die es wahrscheinlich machen, dass überhaupt keinem Körper die elastische Nachwirkung fehle, und dass sie nur in Hinsicht ihrer Grösse und der Raschheit ihres Eintrittes sich sehr verschieden verhalte *). Es steht diese Thatsache im Widerspruche mit einem Hauptgrundsatze der bisherigen Elasticitätsgesetze. Hiernach sollen Spannungsänderungen und Formänderungen sich unmittelbar entsprechen; es geht aber aus jenen Beobachtungen hervor, dass diejenige Formänderung, die der Körper überhaupt erreicht, und die demnach als die der vorhandenen Spannung entsprechende elastische Gleichgewichtslage betrachtet werden kann, erst nach einer gewissen Zeit erlangt wird **).

Die ganze Dehnung erfolgt so continuirlich, dass es streng genommen unrichtig ist, wenn man eine momentane von einer nachträg-

---

$$x = [(1-m)\,b]^{\frac{1}{1-m}} \,.\, (t+C)^{\frac{1}{1-m}},$$

worin b und m für eine und dieselbe Substanz unveränderlich sind, während C jedesmal andere Werthe erhält.

*) Die Beobachtungen, auf die sich dies bezieht, sind zum Theil gemacht, ehe man noch die elastische Nachwirkung kannte, und sind damals anders erklärt worden. So hat schon Weber im Jahre 1836 (Pogg. Annal. Bd. XX) eine sehr geringe nachträgliche Dehnung bei Metalldrähten gesehen; ferner gehört hierher, dass, wie Wertheim gefunden hat, man aus den Longitudinal- und Transversalschwingungen stets einen grösseren Elasticitätscoëfficienten findet als aus der Dehnung, was ohne Zweifel daher rührt, dass während der sehr kleinen Zeit einer Schwingung die Nachwirkung viel geringer sein muss, als während der bis zur Messung der Verlängerung verfliessenden Zeit. (Annal. de chim. et de phys., 3me Série, tome XII, 1844.)

**) Wir haben schon oben gesehen, dass auch die Erfahrungen über die Volumänderungen nicht mit der Theorie übereinstimmen; Wertheim hat, mit Beziehung auf diese letzteren, den Versuch gemacht, die von Cauchy gegebenen Formeln in einer Weise zurechtzulegen, dass sie der Erfahrung genügen. (Annal de chim. et de phys., 3me Sér., tome XXIII.) Wenn dieser Versuch auch ein glücklicher wäre, so wäre doch immerhin die elastische Nachwirkung noch zu berücksichtigen. Diese aber läuft so sehr den Grundsätzen, von denen man ausging, entgegen, dass sie mit der Theorie sich unmöglich in Uebereinstimmung bringen ässt. Jedenfalls ist dieser Gegenstand keineswegs als abgeschlossen zu betrachten.

lichen Dehnung unterscheidet. Beide verdanken einer und derselben Ursache ihre Entstehung, und wenn — was wir annehmen müssen — irgend welche Hindernisse, die in der Structur der Körper begründet liegen, der Grund davon sind, dass diese nicht mit unmessbarer Geschwindigkeit den äusseren auf sie einwirkenden Kräften sich fügen, so sind diese Hindernisse wohl während der ganzen Zeit der Dehnung vorhanden, sie wachsen aber unendlich rasch, die Bewegung, welche die Theilchen des Körpers annehmen, erfolgt also continuirlich, aber mit unendlich rasch abnehmender Geschwindigkeit.

Ausser der Unsicherheit, welche die elastische Nachwirkung, da man über das Wesen derselben im Unklaren ist, in den theoretischen Untersuchungen herbeiführt, ist sie auch für das Experiment sehr erschwerend, namentlich bei Körpern, bei denen sie so lange andauert und so beträchtlich ist, wie bei den thierischen Geweben. Sie bedingt es nämlich, dass man nach einer Belastung aus der unmittelbar beobachteten Längenänderung noch gar keinen Schluss ziehen kann, wenn man nicht weiss, ob die Theile des untersuchten Körpers nicht bereits vorher in irgend einer Bewegung begriffen waren, denn es kann sogar eintreten, dass man nach einer Belastung eine Verkürzung beobachtet, wenn nämlich eine viel bedeutendere Entlastung vorausging, und ebenso umgekehrt.

Die einzige Rücksicht, welche Wertheim auf die elastische Nachwirkung genommen hat, ist die, dass er nicht nur unmittelbar nach der Wegnahme des Gewichtes, sondern auch in einigen Zwischenräumen nachher die Längen bestimmte; diese letzteren Messungen, welche in dieser Weise angestellt natürlich keinen besonderen Werth haben, theilt er übrigens nicht mit. Sehr wahrscheinlich aber wurde wieder von Neuem belastet, während das Gewebe noch in Verkürzung begriffen war*); da aber bei den folgenden Belastungen der Einfluss, den dies auf die Verlängerung ausübt, sich summirte, so mussten nothwendig die späteren Messungen immer unrichtiger werden und zwar die Längen steigend zu klein ergeben. Darum ist es auch ganz erklärlich, dass Wertheim bei den Geweben, welche die beträchtlichste Nachwirkung zeigen, bei den Arterien und Venen, für die späteren Belastungen verhältnissmässig so kleine Verlängerungen erhielt, dass sie sogar nicht mehr zur Hyperbel passten. Wertheim beruhigt sich hierüber damit, dass er meint, man müsste, um die Curve genau zu erhalten, sowohl die primären wie die secundären Dehnungen bestimmen. Aber es ist nicht einzusehen, auf was er diese

*) Ich werde später zeigen, dass die Verkürzung durchaus nicht immer die gleiche Dauer hat, wie die entsprechende Verlängerung, sondern dass sie gerade da, wo ein Gewicht nur kurze Zeit einwirkte, verhältnissmässig von sehr langer Dauer ist.

Meinung baut, da er selbst ja die Nachwirkung gar nicht näher untersucht hat*). Er unterliess dies wegen der sehr raschen Eintrocknung dieser Körper. Doch dürfte die Eintrocknung auch für eine kürzere Versuchsdauer nicht gerade ganz zu vernachlässigen sein, namentlich wenn man mit so bedeutenden Gewichten arbeitet wie Wertheim. Ich habe beobachtet, dass durch viel kleinere Gewichte, wenn sie nur einige Zeit einwirkten, aus feuchteren Geweben Flüssigkeit ausgepresst wurde, die in Tropfen auf der Oberfläche sich ansammelte**).

Es scheint mir, dass alle diese Umstände wesentlich modificirend auf das Versuchsresultat einwirken mussten, um so mehr, als sie alle nach derselben Richtung hin wirkten. Es kann aber ferner noch die Frage erhoben werden, ob nicht Wertheim überhaupt mit zu bedeutenden Gewichten experimentirt habe. Bekanntlich sind alle Körper nur innerhalb gewisser Grenzen von constanter Elasticität, über diese hinaus verändern sie dieselbe theils bleibend, theils vorübergehend. Diese Grenzen gelten aber nicht für die Belastungen, die Gewichte sind hier etwas ganz Relatives, was nur in Rücksicht auf die hervorgebrachte Wirkung in Betracht kommt, es sind darum nicht Grenzen der Spannungen, sondern Grenzen der Formänderungen***).

Schon bei Metallen ist die Aenderung der Elasticität, sobald die Verlängerung nur einigermaassen beträchtlich wird, sehr bedeutend; ich will zum Beleg ein beliebig gewähltes Beispiel aus Wertheim's Versuchen, welches den Stahl betrifft, anführen (Annal. de chim. et de phys., 3me Sér., tome XII, p. 431); die Zahlen sind hier auf 1 Meter Länge und 1 Quadratmillimeter Querschnitt berechnet:

Belastung in Kilogrm.	Elastische Verlängerung in Millim.	Bleibende Verlängerung in Millim.
5	0,239	—
10	0,571	0,066
20	1,103	0,133
30	1,541	0,279
40	2,219	1,315

Gewiss ist der Stahl ein günstig gewähltes Beispiel, weil er eine sehr grosse und vollkommene Elasticität besitzt, und doch sind die Abwei-

*) Wertheim hat in den seiner Abhandlung beigegebenen Tabellen in der üblichen Weise die aus dem Versuche erhaltenen und die berechneten Zahlen für die Verlängerungen zusammengestellt; er hat aber für gut befunden, das Rechnungsresultat da, wo es mit dem gefundenen nicht übereinstimmt, ganz wegzulassen, ein freilich bequemes Mittel, um die Ergebnisse des Versuches der Theorie anzubequemen.

**) Vergl. du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität. Bd. II, S. 69.

***) Vergl. Saint-Venant, sur la torsion des prismes, Mémoires présentés à l'académie des sciences, 1856, tome XIV, p. 256 u. f.

chungen von der Proportionalität nicht unbeträchtlich, sie geschehen aber alle in der Weise, dass die durch grössere Belastungen bewirkten Verlängerungen verhältnissmässig zu klein sind. Bei anderen Metallen, z. B. beim Blei, Cadmium, Gold u. s. w., findet dies in noch viel bedeutenderem Grade statt. (Vergl. a. a. O. S. 409, 412 etc.)

Die meisten Gewebe des thierischen Körpers verlängern sich nun schon durch wenige Gramme, ja durch Bruchtheile eines Grammes, so beträchtlich wie jene Metalle durch viele Pfunde. Man wird also nicht Resultate vergleichen dürfen, die man hier wie dort durch nahezu gleiche Belastungen erhalten hat, sondern man wird zu sehen haben, ob innerhalb derselben Grenzen der Formänderung die Elasticität nahezu constant bleibt, über gewisse Grenzen hinaus ist sie es bei keinem einzigen Körper, und sie könnte hier immerhin möglicherweise einem anderen, vielleicht dem hyperbolischen, Gesetze folgen *).

Die erste Aufgabe, welche unserer Untersuchung sich stellt, ist, wie aus dem Obigen genugsam hervorgeht, ein genaueres Studium der elastischen Nachwirkung oder, besser gesagt, des zeitlichen Verlaufes der Dehnungen; diese Untersuchung nimmt erstens an und für sich unser Interesse in Anspruch, sie ist aber auch zweitens nothwendige Vorbedingung, um zu einer für den vorliegenden Fall brauchbaren Methode der Elasticitätsbestimmung zu gelangen.

Es stellen sich jedoch diesen Versuchen nicht unbedeutende Schwierigkeiten entgegen. Sehen wir vorerst noch ab von der etwaigen Veränderlichkeit der thierischen Gewebe an und für sich, gegen die uns kaum ein Hülfsmittel zu Gebote stehen dürfte, so haben wir, ausser der zweckmässigen Befestigung und Belastung, vor Allem zwei Erfordernisse zu erfüllen: erstens muss das Gewebe während der ganzen Versuchsdauer auf einem und demselben Feuchtigkeitsgrade erhalten werden, und zweitens muss die Messungsmethode eine äusserst genaue sein, um so mehr, als, wie bemerkt, verhältnissmässig kleine

---

*) Während höchstens 2 bis 4 Millimeter die Verlängerungen sind, die nach Wertheim's eigenen Versuchen Metallstücke von 1 Meter Länge und 1 Quadratmillim. Querschnitt vor der Ruptur erfahren, bringen die kleinsten Belastungen, die derselbe Beobachter bei organischen Geweben von denselben Dimensionen anwendet, meistens schon viel grössere Dehnungen zu Stande.

Schliesslich sind hier noch einige von E. Harless mitgetheilte Elasticitätsversuche zu erwähnen, die sich aber nur auf die Luftröhre und das Fasergerüst des Kehlkopfes erstrecken (R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, 1853, Bd. IV, S 517). Er beobachtete, dass bei diesem letzteren der Elasticitätscoëfficient während niedriger Belastungen sich beinahe nicht ändert. Die Sprünge in der Dehnbarkeit, die ihm ausserdem auffielen, erklären sich genügend aus der elastischen Nachwirkung, um so mehr, als er bemerkt, man könne diese Sprünge willkürlich herbeiführen, „sie zeigen sich nämlich immer nur dann, wenn vor der neuen Belastung alle Gewichte weggenommen waren."

Belastungen anzuwenden sind, damit nicht die Belastung selber die Elasticität merklich verändere.

Ich hoffte Anfangs, dass die Haare, ähnlich wie die Seide, sich zu diesen Versuchen besonders eignen würden, nicht nur wegen ihres geringen Querschnittes und der bedeutenden Länge, in der man sie erhalten kann, sondern auch deshalb, weil sie jede Vorrichtung zur Sättigung der Luft mit Feuchtigkeit entbehrlich machen. Diese Hoffnung bewährte sich nur theilweise, aus dem Grunde, weil die Haarsubstanz sehr hygroskopisch ist, so dass sie zugleich ein unerwünschtes Hygrometer abgiebt.

Die Ausführung der Versuche geschah hier auf folgende Weise: zwei bis drei sehr lange Haare wurden möglichst fest zusammengeknüpft, das eine Ende wurde an einem eisernen Ringe in der Decke des Zimmers befestigt, an dem unteren Ende hing ein Haken, welcher eine kleine, in Millimeter getheilte Scala von etwa $2^1/_2$ Centimeter Länge und $^1/_2$ Centimeter Breite trug. In das untere Ende dieser Scala war wieder mittelst eines Hakens eine Wagschale eingehängt, die in einem Oelgefässe ging, um jede Pendelschwankung bei Erschütterungen oder beim Auflegen der Gewichte zu vermeiden (Fig. 1).

Fig. 1.

Auf die Scala wurde ein horizontal aufgestelltes Mikroskop gerichtet, in dessen Ocular sich ein vortrefflicher Glasmikrometer befand, von welchem bei der angewandten Vergrösserung 1 Scalentheil den Werth von $^1/_{50}$ Millimeter betrug, so dass also 50 Mikrometertheile zwischen 2 Theilstriche der äusseren Scala fielen. Da nun durch Schätzung jeder Mikrometergrad noch in 10 Theile eingetheilt werden konnte, so war es möglich, mit ziemlicher Genauigkeit noch $^1/_{500}$ Millimeter zu schätzen.

Andere Gewebe mussten nothwendig in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume aufgehängt werden. Ich erreichte dies, indem ich eine Röhre aus Filtrirpapier etwas länger als der untersuchte Körper und von passendem Durchmesser verfertigte, so dass sie im ganzen Umfange etwa um 1 Zoll von demselben abstand. Diese in Wasser getauchte Röhre, mit der das Gewebe umgeben wurde, wurde oben

durch einen feuchten Bausch aus Filtrirpapier geschlossen, durch die untere Oeffnung wurde der vorhin erwähnte Belastungs- und Messungsapparat eingehängt. Das Filtrirpapier konnte durch Erneuern des bedeckenden Bausches beliebig lange nass erhalten werden.

Eine besondere Schwierigkeit hat es oft noch, die Endpunkte der zu untersuchenden Körper genau zu befestigen. Bei Arterien und Venen gelingt dies am besten mittelst Korken, über welche die Enden der Gefässe gezogen und mit Seide festgebunden werden. Der obere Kork wird an ein befestigtes Brett angenagelt, an der unteren Fläche des zweiten Korkes befindet sich eine metallene Oese, die den Belastungsapparat trägt. Für andere Gewebe benutzte ich meistens Klemmen aus Neusilber von der Form der Serres fines, aber beträchtlich stärker. Das freie Ende einer solchen Klemme, welches ebenfalls eine Oese bildete, liess sich leicht entweder befestigen oder zum Einhängen des Belastungsapparates benutzen.

Diese Untersuchungen über den zeitlichen Verlauf der Dehnungen führen bei den organischen Geweben nicht zu Resultaten, aus denen das Gesetz, nach welchem die Verlängerungen erfolgen, sich erkennen liesse. Es mag dies erstens davon herrühren, dass die thierischen Gewebe stets geringen Aenderungen in ihrer Elasticität unterworfen sind, und zweitens davon, dass es, auch bei aller Vorsicht, unmöglich ist, dieselben genau auf einem und demselben Feuchtigkeitsgrade zu erhalten. So kommt es, dass, sobald einmal die Verlängerungen in einer bestimmten Zeit sehr klein geworden sind, sie ziemlich ungleichmässig eintreten. Nichtsdestoweniger sind die Resultate nicht werthlos, denn sie lassen wenigstens die Art und Weise erkennen, wie die Dehnungen erfolgen, und die Umstände, von denen sie abhängen. Ich theile deshalb aus einer grösseren Zahl ähnlicher Versuche die zwei folgenden mit. Es ist hierbei der Verlust der Gewichte im Oele unberücksichtigt gelassen, die Belastungen und die Verlängerungen sind mit dem Zeichen +, die Entlastungen und die Verkürzungen mit dem Zeichen — aufgeführt worden, die Zeit der Messung ist vom Beginne des Versuches an gerechnet.

Erster Versuch.

Menschliches Haar. Länge 1,285 Meter.

Zeit der Messung in Min.	Belastung in Grm.	Länge in Millimetern.	Differenz.
0	0	1285	
	+ 1	1285,64	+ 0,64
1	„	1285,58	— 0,06
	+ 5	1287,66	+ 2,18
2	„	1287,74	+ 0,08
4	„	1287,79	+ 0,05
5	„	1287,78	— 0,01
7	„	„	0
	+ 1	1288,34	+ 0,56
9	„	1288,40	+ 0,06
11	„	1288,46	+ 0,06
13	„	1288,50	+ 0,04
	+ 2	1289,48	+ 0,98
15	„	1289,66	+ 0,18
17	„	1289,74	+ 0,08
20	„	1289,90	+ 0,16
	— 9	1285,50	— 4,40
22	„	1285,32	— 0,18
24	„	1285,24	— 0,08
26	„	1285,16	— 0,08
27	„	1285,12	— 0,04
	+ 1	1285,54	+ 0,42
28	„	„	0
30	„	1285,56	+ 0,02
	+ 5	1287,82	+ 2,26
32	„	1287,88	+ 0,06
35	„	1287,94	+ 0,06
	+ 1	1288,44	+ 0,50
38	„	1288,58	+ 0,14
	— 1	1288,12	— 0,46
40	„	„	0
	— 1	1287,66	— 0,46
41	„	1287,62	— 0,04
	+ 0,5	1287,78	+ 0,16
43	„	„	0
	+ 1	1288,24	+ 0,46
44	„	1288,30	+ 0,06
	— 5	1285,76	— 2,34
45	„	1285,82	+ 0,06
46	„	1285,86	+ 0,04

Zweiter Versuch.

Vena cava, vom Rinde. Länge 142,5 Millimeter *).

Zeit der Messung in Min.	Belastung in Grm.	Länge in Millimetern.	Differenz.
0	0	142,5	
	+ 10	145,76	+ 3,26
1	„	145,90	+ 0,24
2	„	145,94	+ 0,04
5	„	146,00	+ 0,06
7	„	146,02	+ 0,02
16	„	146,12	+ 0,10
21	„	146,10	— 0,02
23	+ 10	152,26	+ 3,36
24	„	152,40	+ 0,14
26	„	152,46	+ 0,06
34	„	152,50	+ 0,14
42	„	152,62	+ 0,12
52	„	152,68	+ 0,06
60	„	152,72	+ 0,04
64	„	152,71	— 0,01
66	— 10	149,62	— 3,08
67	„	149,56	— 0,06
68	„	149,52	— 0,04
69	„	149,50	— 0,02
72	„	149,44	— 0,06
76	„	149,42	— 0,02
84	„	149,30	— 0,12
91	„	149,24	— 0,06
94	„	149,20	— 0,04
111	„	149,18	— 0,02
	— 10	146,32	— 2,86
112	„	146,20	— 0,12
113	„	146,10	— 0,10
115	„	145,98	— 0,12
118	„	145,88	— 0,10
126	„	145,74	— 0,14
140	„	145 58	— 0,16
145	„	145,54	— 0,04
151	„	145,56	+ 0.02

*) Bei diesem Versuche wurde eine neue Belastung oder Entlastung nicht vorgenommen, bevor die Länge der Vene sich innerhalb fünf Minuten entweder nicht oder im umgekehrten Sinne wie bisher änderte.

Aus diesen Versuchen ergeben sich folgende allgemeine Sätze für den Verlauf der Dehnungen:

1) Wenn die Theile des untersuchten Körpers in Folge vorangegangener Spannungsänderungen bereits in einer Bewegung begriffen sind, mag diese nun zu einer Verlängerung oder zu einer Verkürzung führen, so bringt eine neue Belastung oder Entlastung nicht den Effect hervor, den sie hervorbringen würde, wenn der Körper in der nämlichen Länge sich im Gleichgewichte befände, sondern die Geschwindigkeit der Bewegung ist abgeändert im Sinne der früheren Spannungsdifferenz. Wenn man also z. B. belastet nach einer vorausgegangenen Entlastung, so wird entweder die zunächst eintretende Verlängerung verlangsamt, oder es bleibt sogar der Körper in einer verlangsamten Verkürzung begriffen. Dieser Einfluss einer vorangegangenen Spannungsänderung besteht jedoch nicht darin, dass ihre Wirkung sich mit der Wirkung der neuen Spannungsänderung algebraisch summirt, so dass also die neue Bewegung aus der Summe oder Differenz der componirenden Bewegungen bestände; denn sogar eine Bewegung, die bereits verschwindend klein geworden ist, kann die neue Bewegung beträchtlich beschleunigen oder verlangsamen. Man kann daher nur sagen: jede Spannungsänderung erzeugt eine länger andauernde Wirkung im Inneren des Körpers, die als eine mit sehr rasch abnehmender Geschwindigkeit erfolgende Formänderung sich kundgiebt und die, während der Dauer dieser Formänderung, jede neu eintretende Bewegung in ihrem Sinne nach einem unbekannten Gesetze abändert.

2) Wenn man einen Körper, der zuvor in Ruhe sich befand, nach geschehener Belastung sich verlängern und hierauf dadurch, dass man ihn entlastet, sich wieder verkürzen lässt, so entspricht der zeitliche Verlauf der Verkürzungen nur dann ganz und gar dem zeitlichen Verlaufe der Verlängerungen, wenn der Körper durch die Belastung vollständig die dieser entsprechende Länge erreicht hat. Wenn dies nicht der Fall ist, so sind die in einer bestimmten Zeit erfolgenden Verkürzungen kleiner als die entsprechenden Verlängerungen, sie werden verschwindend klein, wenn der Körper die frühere Form nahezu erreicht hat, und es dauert daher die ganze Verkürzung bei weitem länger als die Verlängerung. Man sieht leicht, dass diese Erscheinung nur ein specieller Fall des oben erörterten Einflusses vorausgegangener Spannungsänderungen ist.

Was man als bleibende Dehnung bezeichnet, ist darum gewöhnlich nur zum Theil eine solche, und dieselbe ganz scharf zu bestimmen, dürfte wegen der sehr langen Dauer der Verkürzung kaum möglich sein.

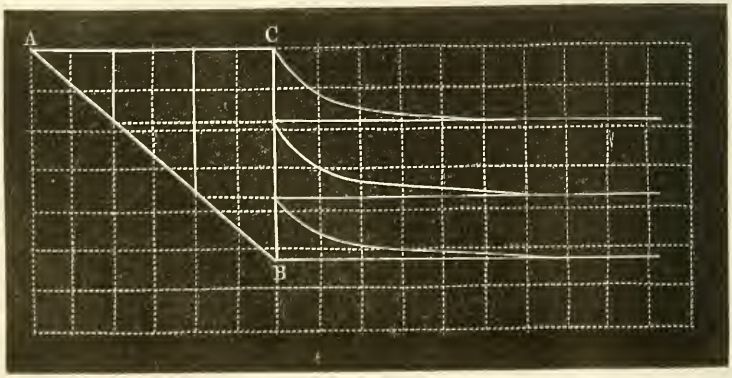
3) Man könnte, namentlich aus der zuletzt erwähnten Erscheinung, geneigt sein zu schliessen, dass die Geschwindigkeit der Verlängerung

nach einer Belastung und die der Verkürzung nach einer Entlastung lediglich abhänge von der Länge, welche der Körper besitzt, d. h. dass die Grösse der Bewegung bei eintretender Spannungsänderung in irgend einem Verhältnisse zu dem Unterschiede der Länge, die dem Körper vor der Bewegung zukommt, und jener, die er am Ende der Bewegung erreichen muss, stehe, und ebenso, dass die Geschwindigkeit in einem beliebigen Momente der Bewegung von dem Unterschiede der in diesem Momente gegenwärtigen und der der vorhandenen Spannung entsprechenden Form in der Weise abhängig sei, dass mit der Annäherung an die seinem Gleichgewichte entsprechende Länge die Geschwindigkeit der Bewegung sehr rasch abnehme. Diese Annahme ist aber nicht haltbar, denn man kann durch rasch auf einander folgende Gewichte bewirken, dass ein Körper weit über die neue Gleichgewichtslage hinaus sich verlängert, und es dauert hier die Verlängerung noch geraume Zeit fort, nachdem die Gewichte aufgelegt sind.

Immer tritt jedoch im weiteren Verlaufe diejenige Bewegung ein, die nach der vorhandenen Belastung zu erwarten ist. Jeder Spannung entspricht eine bestimmte Form des Körpers, und diese stellt sich früher oder später ein, was auch inzwischen eingewirkt haben mag, im Fall es nur keine bleibende Formänderung zur Folge hatte.

4) Aber, selbst wenn die Theilchen des elastischen Körpers vollkommen in Ruhe sind, kann doch die durch ein und dasselbe Gewicht in der nämlichen Zeit bewirkte Verlängerung eine verschiedene sein. Es ist diese letztere nämlich auch abhängig von der Dehnung, welche der Körper durch vorhandene Belastungen bereits erreicht hat, und sie ist um so kleiner, je grösser die bereits bewirkte Formänderung in dem gleichen Sinne ist. Doch auch hier ist, innerhalb der Elasticitätsgrenzen, der Totaleffect, den eine Belastung hervorbringt, d. h. die endliche Grösse der Dehnung, die gleiche, zu welcher schon vorhandenen Spannung sie auch hinzutreten mag. Ein durch die Fig. 2 versinnlichtes Beispiel wird dieses klar machen.

Fig. 2.



Wenn man einen Körper successiv belastet und vor jeder neuen Belastung so lange zuwartet, bis die vorhergehende ihre vollständige Wirkung hervorgebracht hat, so ergiebt sich, dass die endliche Grösse der Dehnung immer dem Gewichte proportional ist; die Curve der zeitlichen Verlängerungen ist aber für die einzelnen Gewichte, auch wenn diese gleich sind, in der Art verschieden, dass die Verlängerung immer langsamer erfolgt, je mehr der Körper schon verlängert ist, und dass daher die endliche Dehnung immer später erreicht wird. Tragen wir demnach diese endlichen Dehnungen als Ordinaten auf Abscissen, welche die Gewichte bedeuten, nach abwärts auf, so ist die Verbindungslinie der Ordinaten eine Gerade AB. Wir projiciren nun die einzelnen Ordinaten auf eine Axe BC und verlängern die Projectionslinien. Die Verlängerungen nehmen wir zu Abscissenaxen eines neuen Curvensystems, in dem die Ordinaten wieder die Längen, die Abscissen aber die Zeiten bedeuten sollen. Die rechts von BC gezeichneten Curven werden dann den zeitlichen Verlauf der Dehnungen bei successiver Belastung veranschaulichen. Wahrscheinlich schliessen sich die Curven den Abscissenaxen, mit geringen Schwankungen, assymptotisch an, ohne sie vielleicht je zu erreichen.

Es ist bei der Untersuchung der thierischen Gewebe nicht möglich, die endliche Grösse der Dehnung abzuwarten, die Veränderungen, welche das Gewebe während dieser oft Tage lang dauernden Zeit erleiden würde, wären zu bedeutend. Man ist genöthigt, sich darauf zu beschränken, dass man den Versuch immer dann unterbricht, wenn während einer bestimmten Zeit entweder keine Längenänderung oder eine solche im umgekehrten Sinne als die bisherige erfolgt. Auf diese Weise erhält man Näherungswerthe, die um so genauer sind, je länger man diese willkürliche Zeit annimmt, vorausgesetzt, dass nicht während derselben das Gewebe merklich in seiner Elasticität sich verändern kann. Der letztere Umstand beschränkt natürlich die Beobachtungszeit sehr bedeutend.

Im Versuch II wurde z. B. die Bewegung schon für Null genommen, wenn sie während fünf Minuten sich nicht änderte. Man erhält hier:

Vorhandene Spannung in Grammen.	Belastung	Momentane Verlängerung in Millimetern.	Endliche Verlängerung in Millimetern.
0	10	3,26	3,72
10	10	3,16	3,72
20	— 10	— 3,08	— 3,52
10	— 10	— 2,86	— 3,64

Das Zeichen — bedeutet hier wieder die Entlastung oder Verkürzung.

Aus den Beobachtungen über die elastische Nachwirkung ergeben sich zwei Methoden, um zu einer vergleichbaren Elasticitätsbestim-

mung zu gelangen: wir müssen entweder die ganze Grösse der Dehnung abwarten, was in der Wirklichkeit kaum ausführbar wäre, oder wir müssen, wenn wir die nach einer sehr kurzen Zeit erfolgte Dehnung zum Maassstabe nehmen wollen, stets von einer und derselben Gleichgewichtslage aus beobachten, wir dürfen also keinesfalls successiv einen Körper belasten, sondern wir müssen ihn nach jeder Belastung wieder entlasten und möglichst in die frühere Länge zurückkehren lassen. Diese letztere Methode ist sehr leicht anwendbar und sie gestattet zugleich, die Elasticitätsuntersuchung als ein Hülfsmittel zur Erforschung von Molekularänderungen im Inneren der Körper zu Rathe zu ziehen, die sonst sich der Beobachtung gänzlich entziehen würden.

Folgende an verschiedenen Geweben angestellten Messungen momentaner Verlängerungen theile ich, nebst Angabe der Elasticitätscoëfficienten, hier mit*).

1. Sehne (vom Kalbe).
Länge 62,6 Mm. Querschnitt 1,875 □ Mm.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,020
2	0,040
5	0,120
10	0,260
Elasticitätscoëfficient	1669,3.

2. Nerv (von demselben).
Länge 61,4 Mm. Querschnitt 1,408 □ Mm.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,044
2	0,092
5	0,222
10	0,440
Elasticitätscoëfficient	1090,5.

3. Arterie (von demselben).
Länge 36,8 Mm. Querschnitt 4,222 □ Mm.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,120
2	0,244
5	0,640
10	1,340
Elasticitätscoëfficient	72,6.

4. Muskel (vom Rind).
Länge 49,5 Mm. Querschnitt 3,071 □ Mm.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,060
2	0,106
5	0,332
10	0,480
Elasticitätscoëfficient	273,4.

*) Nach Beendigung der Dehnungsversuche wurde zuerst die Länge l des Körpers gemessen (wenn nöthig an verschiedenen Stellen, und daraus das Mittel genommen); dann wurde sein Gewicht P in der Luft und sein Gewicht P' in destillirtem Wasser bestimmt, daraus ergab sich sein Volum v bei 0° $v = (P - P')\frac{V_1}{V'}$, wenn V_1 das Volum der Gewichtseinheit Wasser bei der während des Versuches beobachteten Temperatur und V' dasselbe bei 0° bezeichnet, und hieraus der mittlere Querschnitt $q = \frac{v}{l}$. Der Baromerstand und die Ausdehnung, welche die Gewebe selber bei höherer Temperatur erleiden, konnten hier füglich unberücksichtigt bleiben. — Ist ferner λ die Verlängerung, welche der Körper von der Länge l und dem Querschnitte q durch ein Gewicht p erfährt, so ist der Elasticitätscoëfficient E, wenn man als solchen dasjenige Gewicht bezeichnet, welches die Länge eines Körpers von der Einheit des Querschnittes verdoppeln würde,

$$E = \frac{p}{q} \cdot \frac{l}{\lambda}.$$

Man sieht, dass, innerhalb der Grenzen der hier angewandten Belastungen, die Verlängerungen den dehnenden Gewichten nahezu proportional sind. Die Curve der Dehnungen ist also nicht eine Hyperbel, sondern eine gerade Linie, und die nach einer sehr kurzen Zeit gemessenen Verlängerungen verhalten sich unter den gemachten Voraussetzungen wie die endlichen Grössen der Dehnungen.

Es gilt dies aber nur für die hier angewandten Grenzen der Formänderungen, innerhalb welcher die Gewebe noch keine beträchtlichen bleibenden Dehnungen erfuhren. Für manche Gewebe gilt das Gesetz in noch viel weiterem Umfange. Immer aber findet sich eine Grenze, von der an die Verlängerungen beträchtlich abnehmen, während zugleich die bleibenden Dehnungen zunehmen. Dies zeigen die folgenden Beispiele.

5. Sehne (vom Rinde).
Länge 193,5 Mm.

Belastung in Grm.	Elastische Verlängerung in Mm.	Bleibende Verlängerung in Mm.
10	0,20	0
20	0,34	0,06
40	0,68	0,04
250	1,82	0,78
500	4,64	0,38
10	0,10	0,04
20	0,20	0,06

6. Vene (von demselben).
Länge 279,5 Mm.

Belastung in Grm.	Elastische Verlängerung in Mm.	Bleibende Verlängerung in Mm.
10	9,16	0,14
20	19,06	0,24
250	176,40	2,60
500	240,10	4,50
250	172,50	2,50
20	18,42	0,14

Die hier beobachtete verhältnissmässige Abnahme der Verlängerungen bei stärkeren Belastungen ist zu einem Theile jedenfalls bedingt durch den bleibenden Einfluss des Gewichtes auf die Elasticität, wie man sich überzeugt, indem man von den höheren zu den niedrigeren Belastungen wieder zurückgeht. Ein anderer Theil der Abnahme ist aber dadurch veranlasst, dass in der That das Gesetz der Proportionalität nur innerhalb engerer Grenzen gültig ist, während darüber hinaus ein anderes, verwickelteres an die Stelle tritt. Es ist dies jedoch keine Eigenthümlichkeit, durch welche sich die thierischen Gewebe von anderen Körpern unterscheiden. Jene sind allein ausgezeichnet durch ihre grössere Dehnbarkeit, durch die wahrscheinlich damit im Zusammen-

hange stehende beträchtliche elastische Nachwirkung und endlich durch eine die Untersuchung besonders störende Veränderlichkeit.

Nur das oben von der Muskelsubstanz angeführte Beispiel zeigt auch schon bei geringeren Belastungen beträchtlichere Abweichungen; die Ursache dieser Abweichungen kennen zu lernen wird unsere nächste Aufgabe sein.

§. 2.

Von den elastischen Eigenschaften der Muskeln.

Die elastischen Eigenschaften des Muskelgewebes sind zuerst von Ed. Weber einer gründlichen Untersuchung unterworfen worden*). Er hat aber dem Ruhezustande der Muskeln nur untergeordnete Rücksicht geschenkt; ausser den gelegentlichen Angaben bei Bestimmung der Elasticitätsänderung thätiger Muskeln (a. a. O. S. 112) hat er ihm nur eine kleine Versuchsreihe gewidmet (S. 109).

Die Messungsmethode von Weber liesse wohl eine grössere Genauigkeit wünschen; erstens nämlich war es mittelst derselben nur möglich, auf $^1/_{10}$ Millimeter genau die Längen zu bestimmen, und zweitens konnte der durch den Muskel gezogene Coconfaden, der natürlich bei der Verlängerung des Muskels alsbald aus seiner horizontalen in eine schiefe Lage kommen musste, leicht einen Fehler im Ablesen herbeiführen**). — Der elastischen Nachwirkung hat Weber gar keine Erwähnung gethan; gegen die Irrthümer, die aus der Nichtbeachtung derselben entspringen können, hatte er sich also keinesfalls gesichert.

Weber pflegte successiv zu belasten, er liess darum die Wiederverkürzung nach der Entlastung unberücksichtigt und hat deshalb auch nirgends über die Vollkommenheit der Elasticität der Muskeln directe Zahlenangaben gemacht. — Die Belastungen, deren er sich bediente, waren nur geringe, trotzdem führten sie ihn zu einem ähnlichen Resultate, wie es Wertheim mit seinen weit grösseren Belastungen später für alle übrigen Gewebe erhalten hat; es soll näm-

*) Art. Muskelbewegung, in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Bd. III, 2. Abth., S. 1. 1846.

**) Aus dem Streben, diesen Uebelstand zu verbessern, scheint der von E. Harless (physiolog. Handwörterb. Bd. IV, S. 518) angegebene Apparat hervorgegangen zu sein, der, wenn man noch ein gehörig vergrösserndes Fernrohr anwendete, gewiss ganz zweckmässig wäre. Dagegen spricht für die hier beschriebenen und noch zu beschreibenden Vorrichtungen, bei denen allen die Scala nicht feststeht, sondern aus ihren Lageänderungen die Längeänderungen des untersuchten Körpers bestimmen lässt, ihre grössere Einfachheit und der sehr zu berücksichtigende Vorzug, dass sie eine mikroskopische Messung zulassen, welche die Grenze jeder wünschbaren Feinheit erreicht.

lich bei steigender Belastung die Ausdehnbarkeit der Muskeln immer mehr abnehmen; und zwar ist merkwürdiger Weise diese Abnahme nach Weber innerhalb niedriger Grenzen der Belastung weit bedeutender als nach Wertheim innerhalb viel weiterer Grenzen*).

Der Umstand, dass beide Beobachter unabhängig von einander zu einem scheinbar so übereinstimmenden Ergebnisse gelangt sind, lässt unser oben erhaltenes Resultat sehr verdächtig erscheinen, um so mehr, als es sich dort bereits gezeigt hat, dass für die Muskelsubstanz schon innerhalb niedrigerer Grenzen der Belastung die Verlängerungen dieser nicht mehr proportional sind. Man könnte also geneigt sein zu glauben, dass für alle thierischen Gewebe ein hyperbolisches oder dem ähnliches Gesetz gelte, und dass nur die Hyperbel der Muskelsubstanz eine besonders grosse Excentricität besitze und darum dieses Gesetz schon bei kleinen Gewichten deutlich hervortreten lasse. — Aber weder die Weber'schen Versuche noch die oben von uns mitgetheilten lassen sich mit dem Gesetze der Hyperbel vereinbaren, und in der That ist auch die ganze Uebereinstimmung zwischen Wertheim und Weber nur eine scheinbare, denn die Abnahme der Dehnbarkeit ist, wie schon bemerkt, nach Weber eine viel raschere als nach Wertheim, die Curven, die man nach den von beiden Forschern mitgetheilten Zahlen entwirft, haben also eine sehr verschiedene Gestalt.

Wir werden, um aus diesen Zweifeln uns herauszuziehen, zunächst die Frage zu beantworten haben: kann der Umstand, dass der Muskel allein schon innerhalb engerer Grenzen bedeutendere Abweichungen zeigt, nicht bedingt sein durch Veränderungen, die er in Folge verschiedener Einflüsse, z. B. des Todes, der Fäulniss, ja in Folge der Belastung selbst erleidet?

Davon dass der Muskel, namentlich kurz nach dem Tode, schon

---

*) Ich stelle folgende zwei Versuche zusammen:

Wertheim.
Muskel eines frisch geschlachteten Hundes (Sternomastoideus).

Belastung auf 1 □ Mm. Querschnitt in Grm.	Verlängerung auf 1 M. Länge in Mm.
8,5	8,913
17,0	15,026
25,6	20,341
34,2	26,489
43,0	34,925
51,7	39,862
69,4	51,726
87,2	64,555

Weber.
Muskel vom Frosch.
(Musculus hyoglossus, Länge 24,95 Mm. Gewicht 0,19 Grm.)

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
2	7,92
4	9,90
6	10,65
8	10,90
10	11,22
15	11,72
20	12,04
25	12,36
30	12,49

durch 5 bis 10 Grm., ja selbst durch kleinere Gewichte, wenn sie entweder längere Zeit oder öfter einwirken, eine ziemlich beträchtliche Elasticitätserhöhung erleidet, kann man sich leicht überzeugen. Ebenso aber findet man, dass nicht nur in der ersten Zeit nach dem Tode, sondern in geringerem Maasse auch noch später selbst unabhängig von jeder Belastung die Elasticität nicht unerhebliche Schwankungen zeigt. — Bei den Muskeln warmblütiger Thiere sind alle diese Einflüsse so beträchtlich; dass wir an ihnen zu gar keinen brauchbaren Resultaten gelangen, wie wir denn überhaupt von ihnen auch in Zukunft fast überall werden Umgang nehmen müssen, um uns lediglich auf die Muskeln des Frosches zu beschränken, welche dadurch, dass sie durch alle Einflüsse viel weniger alterirt werden, und dadurch, dass sie nach dem Tode noch eine verhältnissmässig lange Zeit in einem dem des Lebens nahen Zustande verharren, hierzu besonders geeignet sind.

Wenn man einen dem so eben getödteten Frosche entnommenen Muskel untersucht, so findet man häufig, dass in den ersten Minuten der Untersuchung die durch Gewichte bewirkten Verlängerungen nicht nur beträchtlicher als früher, sondern auch innerhalb niedriger Grenzen sehr genau den Gewichten proportional sind. Dieses ändert sich schon nach wenigen Minuten, die Dehnungen, die übrigens von jetzt an langsamer abnehmen, sind nicht mehr genau proportional, sondern bald zu gross bald zu klein. So gab mir z. B. die Muskelgruppe Adductor magnus und Semimembranosus am Oberschenkel in den ersten 30 Minuten nach dem Tode folgende Zahlen:

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,10
2	0,18
1	0,09
2	0,16
1	0,08
5	0,46
10	0,86
1	0,06
2	0,16
1	0,06
5	0,44
10	0,84
1	0,06
20	1,36
20	1,32

Dieses Resultat muss uns nothwendig Zweifel erregen, ob wir überhaupt aus den Ergebnissen, die wir am ausgeschnittenen Muskel erhalten, einen Schluss machen dürfen auf den Muskel im lebenden Thiere, und die Erforschung des letzteren nimmt ja vorzugsweise unser

physiologisches Interesse in Anspruch. Wenn selbst beim Frosche sichtlich so beträchtliche Veränderungen unmittelbar nach dem Tode vor sich gehen, so ist dies natürlich noch in viel höherem Maasse beim warmblütigen Thiere zu erwarten. Wir sind also angewiesen auf die Untersuchung des lebenden Muskels, des Muskels, der mit dem lebenden Thiere noch durch Nerven und Gefässe in Verbindung steht. — Diese Aufgabe konnte auf dem folgenden Wege gelöst werden.

Die Muskeln, welche ich zu diesen Versuchen benutze, sind der Musc. adductor magnus und semimembranosus Cuv.*). Es sind dies dieselben Muskeln, die zuerst du Bois-Reymond**) für gewisse thierisch-elektrische Versuche anwandte, die aber in unserem Falle wegen des geraden und parallelen Verlaufes ihrer Fasern, wegen der Leichtigkeit, mit der es gelingt, sie zu isoliren und ihre knöchernen Insertionspunkte zu befestigen, sich ganz besonders nützlich erweisen***). Dagegen haben diese Muskeln den Nachtheil, dass, wenn man, wie im vorliegenden Falle, ihnen die Blutzufuhr nicht abschneiden will, ihre Präparation ohne Verletzung grösserer Gefässe sehr schwierig ist, dass dabei aber mindestens immer kleinere Gefässe durchschnitten werden und oft bedeutende Capillarblutungen entstehen. Diese Uebelstände wären allerdings nicht vorhanden, wenn man, wie Schwann†), als er die Kraft lebender Muskeln bestimmte, den Gastrocnemius wählte; aber, wenn man auch ganz absieht von dem sehr unregelmässigen Bau dieses Muskels, so ist es kaum möglich, den oberen Insertionspunkt desselben gehörig zu fixiren, immer wären dabei sehr leicht die Gefässe in der Kniekehle zu verletzen, und, wollte man den Unterschenkel herausnehmen und den Muskel möglichst isoliren — was zur Erlangung reiner Resultate nicht zu umgehen ist — so würde man überhaupt in Hinsicht der Blutung hier keinen Vortheil mehr haben. Aus diesem Grunde bleiben wir bei unseren Oberschenkelmuskeln stehen, bei denen als oberer Insertionspunkt das Becken sich sehr leicht befestigen lässt und deren untere Ansatzstelle, das oberste Ende der Tibia, dazu dienen kann, den zur Belastung und Messung bestimmten Apparat zu tragen.

Der Frosch wird auf folgende Weise zum Versuche zugerichtet. Nachdem er entweder durch einen Schlag mit dem Kopfe auf die Tischkante auf kurze Zeit betäubt oder decapitirt††) worden ist, wird

---

*) Vergl. Dugès, Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens. Paris 1834, p. 135.

**) Untersuchungen über thier. Elektricität, I, S. 705, 710.

***) Diese Vorzüge haben auch Heidenhain (Physiologische Studien, Berlin 1856) veranlasst, für ähnliche Versuche jene Muskelgruppe zu wählen.

†) J. Müller's Handbuch der Physiologie, 1. Ausg. Bd. II, S. 59.

††) Das letztere Verfahren wird im §. 3 seine Rechtfertigung finden.

zuerst in der Kniekehle derjenigen Seite, deren Muskeln man darstellen will, ein Hautschnitt gemacht, und es werden die Gefässe hier unterbunden. Jetzt wird der ganze Unterschenkel so abgeschnitten, dass nur das oberste Ende der Tibia noch an dem Stumpfe bleibt. Dann erweitert man den zuerst geführten Hautschnitt bis zum oberen Ende des Oberschenkels, löst am Knie die Haut ringsum ab und zieht sie über den Oberschenkel zurück bis zum oberen Rande des Beckens.

Indem man nun den Frosch auf das andere Bein legt, fasst man den entblössten Oberschenkel und durchschneidet mit einem Scalpell die Muskeln an der äusseren Seite desselben kurz unter ihrer Insertionsstelle am Becken. Der Schenkelkopf, dessen äussere Seite man dadurch blossgelegt hat, wird exarticulirt und der ganze Oberschenkel vorsichtig durch gegen ihn gerichtete Messerzüge herauspräparirt; unten durchschneidet man die Bandverbindungen zwischen Oberschenkel und oberem Tibiaende, welches letztere man an den Sehnen der Muskeln hängen lässt. Am schwierigsten ist nun die Isolirung der zu benutzenden Muskeln; mit dem geringsten Blutverluste ist es verknüpft, wenn man möglichst viele Muskelstücke, ohne die Benutzung schneidender Werkzeuge, bloss durch Ziehen mit der Pincette entfernt. Dabei ist es räthlich, auf der Arterie und dem Nerven etwas fremde Muskelsubstanz aufsitzen zu lassen; auch der Biceps femoris kann oft nicht ohne zu grosse Gefahr entfernt werden. — Gewöhnlich schnitt ich die zurückgeschlagene Schenkelhaut oben kurz ab, zuweilen stülpte ich sie auch wieder über den Schenkel und nähete den an der hinteren Seite gemachten Schnitt zu; es umgab dann die Haut als ein ziemlich weiter Sack die wenigen zurückgebliebenen Muskeln; die etwaigen schädlichen Einflüsse des Blossliegens der letzteren sollten dadurch zum Theil wenigstens vermieden werden; der Erfolg lehrte aber in dieser Hinsicht keinen Unterschied.

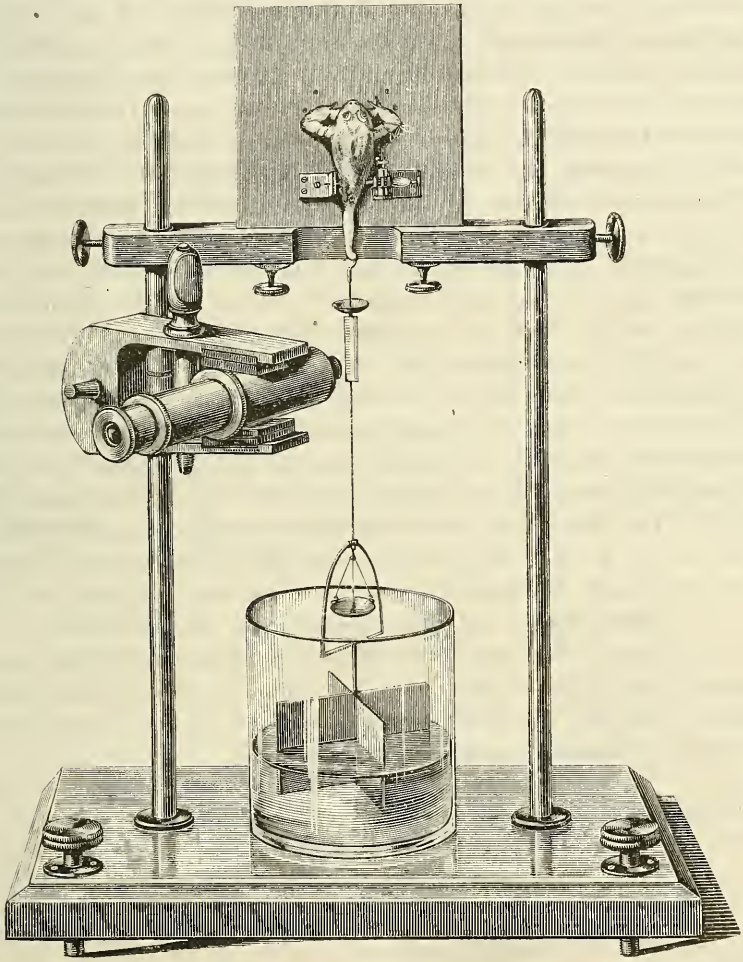
Auf der anderen Körperseite wurde, nachdem die Art. iliaca oben war unterbunden worden (was leicht geschehen kann, indem man von hinten zur Seite des Kreuzbeines eingeht), der Oberschenkelkopf sogleich exarticulirt und das ganze Bein entfernt.

Wenn ein Frosch während dieser Zubereitung viel Blut verliert und in Folge dessen sehr elend wird — was, auch wenn man sich keines gröberen operativen Fehlers bewusst ist, leider noch häufig genug vorkommt —, so ist es am besten, ihn wegzuwerfen und den Versuch an einem anderen Thiere zu beginnen, da ein zu sehr geschwächtes Thier von Anfang an nicht die gewünschte Beständigkeit zeigt und meist auch schon im Absterben begriffen ist. Es ist darum überhaupt am besten, wenn man es sich zur Regel macht, die Beobachtung nur an einem solchen Thiere zu beginnen, an dem die Operation vollkommen geglückt ist; ich selbst bin im Beginne meiner Versuche

durch die Nichtbeachtung dieser Regel vielfach in der Irre herumgeführt worden.

Zur Befestigung des Frosches und zur Messung der Verlängerungen benutzte ich eine ähnliche Vorrichtung, wie sie R. Heidenhain bei seinen Versuchen über den Muskeltonus*) anwandte, und es dürfte dieselbe für alle derartigen Versuche als die geeignetste zu empfehlen sein. Fig. 3 zeigt sie in der von mir angewandten Form.

Fig. 3.



Der obere Insertionspunkt des Muskels wurde mittelst eines quer durch die Pfannen gestossenen stählernen Spiesses fixirt, der fest an-

*) Physiologische Studien, Berlin 1856. Art. 1.

geschraubt werden konnte. Der Frosch selbst wurde an einem mehrfach durchlöcherten verticalen Brette mittelst Schnüren befestigt. — Der zur Belastung des Muskels dienende Apparat ist etwa 25 Cm. lang und besteht 1) aus einem Stahlstabe von 1 Mm. Durchmesser, an dessen oberes Ende ein kleines Messingschälchen (für abträufelndes Blut und Serum) und ein scharfer Haken eingeschraubt werden kann, der zwischen den Sehnen beider Muskeln durchgeführt wird und auf dem Tibiastücke aufliegt, 2) aus einem Messingbügel, der eine an feinen Platindrähten aufgehängte Wagschale trägt, und der unten in einen kurzen Messingstab sich fortsetzt, 3) aus zwei senkrecht auf einander stehenden Glimmerflügeln von 70 Mm. Breite und 40 Mm. Höhe; sie sind in Einschnitten, die sich am unteren Ende des Messingstabes befinden, festgekittet und laufen in Oel, um dadurch jede Pendelschwankung zu vermeiden. — Zum Zwecke der Messung der Verlängerungen befindet sich an dem Stahlstabe eine versilberte Scala von 2 Cm. Höhe und $^1/_2$ Cm. Breite, sie ist in Fünftheile eines Mm. eingetheilt und kann, da sie mit dem Stahlstabe durch eine Feder verbunden ist, vertical und horizontal beliebig gestellt werden. Die Ablesung geschah mittelst desselben Mikroskopes mit Okularmikrometer wie bei den früheren Versuchen, und es konnten daher auch hier noch Längenänderungen von 0,02 Mm. direct abgelesen und solche von 0,002 Mm. ziemlich genau geschätzt werden. Eine so scharfe Messung war hier um so nöthiger wegen der geringen Länge und des verhältnissmässig beträchtlichen Querschnittes der benutzten Muskeln. — Das Mikroskop wurde horizontal festgehalten mittelst einer hölzernen mit Kork gefütterten Klemme (einer guten Retortenklemme), die in der einen Messingsäule des den Befestigungsapparat des Frosches tragenden Stativs auf- und abgeschraubt werden konnte.

Der Erfolg der auf diese Weise an lebenden Muskeln ausgeführten Versuche bestätigte meine Vermuthung; die Verlängerungen erfolgten mit weit grösserer Gesetzmässigkeit als dies meist am ausgeschnittenen Muskel beobachtet wird.

I.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,064
2	0,134
5	0,328
10	0,660

II.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,098
2	0,180
5	0,460

III.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,080
2	0,160
5	0,400

Es sind hier die Belastungen innerhalb der Grenzen gewählt, innerhalb welcher die elastische Nachwirkung schon im Moment nach der Belastung so klein wird, dass sie die Messung nicht mehr stört; dies ist nicht mehr der Fall bei Belastungen von 20 bis 40 Grm., hier erhält man entweder, verglichen mit den kleineren Belastungen, zu geringe oder zu grosse Verlängerungen, weil der Moment der Messung sich nicht genau bestimmen lässt. Ferner bleiben die obigen Gewichte innerhalb der Grenzen, innerhalb welcher die Muskeln nur sehr geringe bleibende Dehnungen erleiden. Bekanntlich erfahren alle Körper bei einer gewissen Grösse des Gewichtes eine bleibende Formänderung, und man pflegt den Grenzpunkt, wo dies eintritt, die Elasticitätsgrenze zu nennen. Streng genommen existirt aber eine solche Elasticitätsgrenze nicht, auch bei den kleinsten Belastungen beobachtet man eine geringe bleibende Dehnung, vorausgesetzt, dass die Messinstrumente fein genug sind, um sie wahrnehmen zu lassen *). Dies zeigt sich nun auch bei den Muskeln: bei ihnen bringt 1 Grm. oft schon eine wahrnehmbare, ja messbare bleibende Dehnung hervor, diese nimmt stetig zu und wird bei 5 bis 10 Grm. schon nicht unbeträchtlich. Die Muskeln haben also nicht eine so sehr vollkommene Elasticität, wie man herkömmlich behauptet. Uebrigens muss ich hier nochmals hervorheben, dass man sich bei der Beurtheilung der bleibenden Dehnung sehr zu hüten hat vor dem störenden Einflusse der elastischen Nachwirkung, vollständig lässt sich dieser kaum umgehen **). In den folgenden Versuchen wurde im Moment nach der Belastung die Verlängerung gemessen, dann entlastet und nach einigen Minuten die Verkürzung bestimmt.

IV.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.	Verkürzung in Mm.
1	0,060	0,060
2	0,120	0,120
5	0,320	0,310
10	0,720	0,660

*) Man hat aus diesem Grunde vielfach ein Gewicht, das eine willkürlich bestimmte Verlängerung hervorbringt (als welche man gewöhnlich 0,05 Mm. nimmt), als Elasticitätsgrenze bestimmt.

**) Die ersten Beobachtungen, die man macht, unmittelbar nachdem das Thier befestigt ist, sind deshalb nicht brauchbar, weil der Muskel hier noch in der Verlängerung begriffen ist, die der Apparat selbst veranlasst, die Gewichte wirken dann als beschleunigende Kräfte dieser Dehnung, die mit zur bleibenden Dehnung gezählt wird; spätere Beobachtungen können möglicherweise darum falsch werden, weil man den Muskel über seine Gleichgewichtslage hinaus verlängert hat, ja es kann dann eintreten, dass die Verkürzung, die man beobachtet, grösser ist als die Verlängerung. Das einzige zeitraubende Mittel dagegen bleibt, dass man sich vor jeder Beobachtung davon überzeugt, dass innerhalb längerer Zeit der Muskel seine Form nicht ändert.

V.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.	Verkürzung in Mm.
5	0,360	0,300
10	0,700	0,580
20	1,300	1,040
5	0,320	0,300.

Vergleicht man diese Zahlen mit denjenigen, welche man von denselben Muskeln nach dem Tode des Thieres erhält, so findet man, dass der Muskel im lebenden Zustande viel ausdehnbarer ist als derjenige, den man unmittelbar nach dem Tode (noch lange vor dem Eintritte der sogenannten Todtenstarre) untersucht; und zwar ist die Dehnbarkeit im Mittel um $^1/_3$ grösser, um ebensoviel also die ihr reciproke Elasticität kleiner. Die directe Bestimmung ergab in einem Falle den Elasticitätscoëfficienten des lebenden Froschmuskels = 94,3, des todten = 157,3.

Abgesehen davon, dass grössere Gewichte wegen der elastischen Nachwirkung und wegen der bedeutenden bleibenden Dehnung, die sie veranlassen, von Nachtheil sind, trüben sie den Versuch auch noch dadurch, dass sie, sobald sie entweder längere Zeit oder öfter nach einander einwirken, die Elasticität des Muskels dauernd verändern. Es beweisen dies Versuche, bei denen man von niedrigen zu höheren Belastungen aufsteigt, diese einige Zeit einwirken lässt und dann wieder zu ersteren zurückgeht. Dieser Einfluss hat in gleicher Weise statt beim lebenden wie beim ausgeschnittenen Muskel, in sehr hohem Grade aber nur in der ersten Zeit nach dem Tode. Die folgenden Versuche sind an den Muskeln lebender Frösche angestellt.

VI.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
2	0,180
5	0,460
10	0,800
20	1,340.
Während 5 Minuten wurde mehrmals mit 20 Grm. belastet und wieder entlastet.	
5	0,400
2	0,160
10	0,660
2	0,140
5	0,360.

VII.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
1	0,060
2	0,120
5	0,305
10	0,600.
Der Muskel blieb 2 Stunden lang mit 10 Grm. belastet.	
1	0,056
2	0,104
5	0,260.

Selbst durch kleinere Gewichte kann die Elasticität der Muskeln beträchtlich erhöht werden, Gewichte unter 5 Grammen bewirken aber eine solche Veränderung nur dann, wenn sie sehr häufig oder

sehr lange Zeit einwirken. Dieser Einfluss der Gewichte ist bei Beurtheilung der noch mitzutheilenden Versuche sehr zu berücksichtigen, denn stets stehen die Muskeln mindestens unter der Belastung des Apparates, der gegen 7 Grm. wiegt.

Man könnte denken, dass die Elasticität der Muskeln eines lebenden Thieres, auf die ja sehr häufig nicht unbeträchtliche Zugkräfte einwirken, durch diese dauernd immer mehr erhöht werden und so mit dem Alter des Thieres sehr bedeutend steigen müsste. Diese Meinung, die mit der Erfahrung im Widerspruche steht, wird dadurch widerlegt, dass jener Einfluss nur so lange dauert, als die Muskeln überhaupt in Spannung sich befinden; dies ist in den vorigen Versuchen allerdings dauernd der Fall, da sie ja immer den Apparat zu tragen haben, im lebendigen Thiere sind aber die Muskeln bei weitem nicht immer durch Gewichte gespannt, und während des erschlafften Zustandes restaurirt sich ihre frühere Elasticität. Dies tritt auch im Versuche, und in geringem Grade sogar beim todten Muskel, ein, wenn wir zeitweise denselben von jeder Spannung befreien, wie das folgende Beispiel beweist.

Ein Thier wurde getödtet, der Adductor magn. und Semimembranosus mit dem Becken und dem obersten Ende der Tibia herauspräparirt und befestigt. Die Muskeln wurden, während sie durch eine feuchte Hülle aus Filtrirpapier vor der Verdunstung geschützt blieben, durch Gewichte untersucht, zeitweise herabgenommen und dann mehrere Stunden lang in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume aufbewahrt, dann wieder untersucht u. s. w.

VIII.

Zeit seit Beginn des Versuchs.	Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
0	1	0,060
	2	0,140
	5	0,344
20′	1	0,040
	2	0,096
	5	0,280
70′	2	0,080
	5	0,280.

Der Muskel wurde 17½ Stunden lang herabgenommen.

18h 30′	1	0,056
	2	0,120
	5	0,260
20h 30′	1	0,042
	2	0,080
	5	0,180
24h 30′	1	0,040
	2	0,060
	5	0,160

Der Muskel wurde 18 Stunden lang herabgenommen.

Zeit seit Beginn des Versuchs.	Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm.
43^h 15′	1	0,056
	2	0,100
	5	0,220.

Eine fernere Frage, die sich noch erheben könnte, ist die, ob die bleibende Dehnung, welche die Muskeln erfahren, nicht auch bei den Muskeln des lebenden Thieres bleibende Formänderungen hinterlassen müsse, die sich dann gleichfalls mit dem Alter des Thieres immer mehr steigern würden; oder man konnte vielmehr, da solches erfahrungsgemäss gewöhnlich nicht stattfindet, fragen: wodurch werden diese bleibenden Formänderungen wieder compensirt? Erstens kann dies geschehen durch die Restitution der Elasticität während des erschlafften Zustandes, zweitens aber bietet der Umstand, dass der Muskel jederzeit aus der ruhenden in die thätige Form übergeführt werden kann, ein Mittel dar, wodurch es noch viel rascher ermöglicht wird. Denn nach jeder Verkürzung wird der Muskel, wenn keine oder nur geringe Zugkräfte auf ihn wirken, nicht über die ihm in der Ruhe zukommende natürliche Form sich wieder ausdehnen. — Dass übrigens durch längere Zeit in derselben Richtung stattfindende Zugkräfte die Form der Muskeln sowohl wie anderer Weichtheile in der That bleibend verändert werden kann, lässt sich nicht leugnen *); Fälle dieser Art gehören aber stets ins pathologische Gebiet.

Wenn das lebende Thier in der angegebenen Weise befestigt und am Leben erhalten bleibt, und wenn aus den erörterten Gründen nur kleine Gewichte und mit der nöthigen Vorsicht zur Untersuchung verwendet werden, so beobachtet man, dass die Elasticität längere Zeit, oft mehrere Stunden lang, sich constant erhält. — Häufig sind bei diesen Versuchen Zuckungen störend (s. §. 3.), ich habe, da der Einfluss solcher Zuckungen einige Zeit andauert, hier nur Versuche aufgeführt, bei denen, trotzdem dass die Thiere kräftig blieben und nach Beendigung des Versuches noch Reflexbewegungen zeigten, keine Zuckung während der Dauer des Versuches beobachtet wurde. — Rücksichtlich der Erregbarkeit zeigten übrigens die Thiere ziemliche Differenzen, die auch in den Versuchsresultaten sich aussprechen. Bei IX. und XI. der folgenden Versuche blieb die Erregbarkeit ungeändert, noch am Schlusse des Versuches waren so starke Reflexbewegungen zu erzielen wie am Anfange; X. wurde bald elend und die Reflexbewegungen bei Beendigung des Versuches waren sehr schwach. — Es wurden in den bei den Versuchen angegebenen Zeitzwischenräumen die Muskeln mit 2 Grm. — ein Gewicht, welches nicht so gross ist, um auf die Elasticität erheblich ändernd einzuwirken und

*) S. hierüber §. 3.

doch gross genug, um Aenderungen der letzteren entdecken zu können — belastet und die Verlängerung, sowie die nach der Entlastung eintretende Verkürzung beobachtet, die Differenz beider ist die bleibende Dehnung. Wo an einem Beobachtungstermine Resultate erhalten wurden, die um mehr als die dritte Decimale differirten, sind diese hinter einander aufgeführt. Es bezeichnet hiernach T die Zeit seit Beginn des Versuches, L die Verlängerung, L′ die Verkürzung (oder die elastische Verlängerung) und D die bleibende Dehnung.

IX.

T	L.	L′.	D.
0	0,100	0,100	0
30′	0,100	0,088	0,012
60′	0,100	0,096	0,004
80′	0,084	0,084	0
195′	0,090	0,070	0,020
195′	0,088	0,088	0
270′	0,096	0,080	0,016
295′	0,120	0,090	0,030
295′	0,140	0,100	0,040
295′	0,120	0,100	0,020
515′	0,092	0,080	0,012
515′	0,100	0,080	0,020.

X.

T.	L.	L′.	D.
0	0,128	0,104	0,024
0	0,130	0,120	0,010
34′	0,120	0,092	0,028
34′	0,130	0,105	0,025
91′	0,100	0,080	0,020
91′	0,088	0,080	0,008
129′	0,090	0,075	0,015
174′	0,090	0,070	0,020.

XI.

T.	L.	L′.	D.
0	0,140	0,120	0,020
30′	0,136	0,120	0,016
30′	0,130	0,114	0,016
80′	0,136	0,120	0,016
80′	0,122	0,112	0,010
115′	0,114	0,110	0,004
151′	0,120	0,116	0,004
151′	0,116	0,116	0.

Aus diesen Versuchen geht hervor, dass nicht alle Muskeln die gleiche Constanz in ihrer Elasticität zeigen. Diese Constanz ist immer am grössesten, wenn die Thiere in leicht erregbarem Zustande verbleiben, und wenn sie aus ihren blossgelegten Muskeln kein oder wenig Blut verlieren. Je geringer der Blutverlust ist, um so reiner

ist die aus dem Muskel transsudirende Flüssigkeit. Diese letztere, schwach gelblich gefärbt, frisch untersucht von neutraler oder etwas alkalischer Reaction, sammelt sich in Menge auf dem Messingschälchen an und muss davon fortwährend durch etwas Fliesspapier entfernt werden. Durch Zuckungen des Muskels wird die Secretion jedesmal erheblich beschleunigt, man sieht nach jeder Zuckung denselben von Flüssigkeit bedeckt.

Was die bleibende Dehnung betrifft, so ist sie bei dieser geringen Belastung zwar an sich unbedeutend, aber gewöhnlich nicht unbedeutend im Verhältniss zur ganzen Verlängerung, zugleich ist sie jedoch so schwankend, dass es nicht erlaubt ist, Schlüsse daraus zu ziehen. Ich glaube diese Schwankungen noch von der elastischen Nachwirkung herleiten zu müssen, so sehr auch gesucht wurde, den Einfluss der letzteren unschädlich zu machen.

§. 3.

Ueber den Einfluss des Nervensystemes auf die Muskeln während ihres Ruhezustandes.

Der Umstand, dass die Elasticität des lebenden Muskels, wenn man ihn mit Vorsicht untersucht, sich lange Zeit ungeändert erhält, giebt uns eine Gelegenheit an die Hand, uns über den Einfluss verschiedener Einwirkungen auf die Muskelsubstanz zu unterrichten. Unser vorzugsweises Interesse nehmen darunter diejenigen Einflüsse in Anspruch, unter denen der Muskel im normalen Zustande immer sich befindet: die Einflüsse des Nervensystemes und des Blutes.

Hier ist die Elasticitätsuntersuchung für uns ein Hülfsmittel, über Molekularänderungen, die im Inneren des Gewebes vor sich gehen, und die sonst der Beobachtung sich gänzlich entziehen würden, Aufschluss zu erhalten. Wir werden von vornherein erwarten, dass gewisse Molekularänderungen mit einer Elasticitätsänderung verbunden sind, und aus der Art der letzteren kann möglicher Weise eine Vermuthung über die Natur der ersteren erlaubt sein. Auch hier sind die Dehnungsversuche geeignet, uns die genauesten Resultate zu geben, denn sie gestatten jede beliebige Feinheit der Messung, der einzelne Versuch nimmt nur wenige Secunden in Anspruch, und so wird es möglich, die leisesten Veränderungen und die vorübergehendsten Schwankungen noch wahrzunehmen.

Wenden wir uns zuerst zur Beantwortung der Frage: erfahren die Muskeln während ihres Ruhezustandes eine Einwirkung von Seiten der Nerven? —

Wir wagen uns mit dieser Frage auf ein Gebiet, auf dem der

Streit noch lange nicht geschlichtet ist. Zuvörderst möge es erlaubt sein, an diesem Orte nur die quergestreiften, gewöhnlich willkürlichen Muskeln in Betracht zu ziehen; man wird uns diese Einschränkung um so mehr gestatten, als auch unsere übrige Untersuchung nur auf diese sich erstreckt, wir enthalten uns dabei natürlich jedes Urtheils über den Einfluss der Nerven auf die sogenannten glatten Muskelfasern.

Man hat vielfach angenommen, dass alle Muskeln auch während der Ruhe stets einem geringen Grade der Erregung von Seiten der Nerven ausgesetzt seien, und diese geringgradige Erregung während der Ruhe hat man Tonus genannt. Dies war wenigstens der Sinn dieses Wortes, sobald man einen klaren Begriff damit verband, und in diesem Sinne ist das Wort „Tonus" zuerst bestimmt von J. Müller gebraucht worden *).

Gewiss ist man allgemein damit einverstanden, dass, so lange in den Naturwissenschaften Erscheinungen nach der Analogie anderer und bekannterer beurtheilt werden können, man dies thun wird, bis etwa triftige Gründe eine wesentliche Verschiedenheit darthun; wo bekannte Kräfte zur Erklärung irgend welcher Bewegungserscheinungen ausreichen, da wird man nicht die Zahl der Naturkräfte durch unbekannte neue zu vermehren brauchen, und wo man dies thut, da werden wir so lange zum Misstrauen und zur Kritik berechtigt sein, als man uns keine zwingenden Beweise gebracht hat. Solche zwingende Beweise sind aber für einen Tonus der animalen Muskeln keineswegs bisher beigebracht worden; prüfen wir die Erscheinungen, die man aus dem Tonus abzuleiten pflegt, genauer, so ist keine einzige, für die nicht eine einfachere und näher liegende Erklärnng aufzufinden wäre.

Wenn der continuirliche Schluss der Sphincteren gegenwärtig noch als der triftigste Grund für einen Muskeltonus aufgeführt wird, so hat man dabei übersehen, dass eine continuirliche Thätigkeit es nicht allein ist, die zum Wesen des Tonus gehören soll, sondern dass zugleich der geringe Grad der Erregung für denselben charakteristisch ist. Nun befinden sich aber die Sphincteren stets in dem gewöhnlichen Maasse ihrer Thätigkeit, es giebt bei ihnen keinen Wechsel zwischen der scheinbaren tonischen Ruhe und einem stärkeren Grade der Zusammenziehung, der einzig mögliche Wechsel ist

*) J. Müller, Handbuch der Physiologie, 1837. Bd. II, S. 29. Früher hat man den sogenannten Tonus sehr verschieden interpretirt, eine Zusammenstellung der wichtigeren Ansichten findet sich bei R. Heidenhain, Historisches und Experimentelles über Muskeltonus (Physiolog. Studien, Berlin 1856, Art. 1.). Am meisten Verbreitung hat Henle der Tonuslehre verschafft, er nennt Tonus einen mässigen Grad von Erregung in der dem Nerven eigenthümlichen Energie während seiner Ruhe, er dehnt also den Tonus auch auf die Sinnesnerven aus. (Allgemeine Anatomie, S. 727.).

der Uebergang in den erschlafften Zustand, wie dies beim Sphincter ani z. B. nach Verletzungen des Rückenmarkes, zuweilen auch in der Narkose stattfindet. Damit dass die Contraction der Sphincteren unwillkürlich und unbewusst vor sich geht, ist für ihre tonische Natur, wie sich von selbst versteht, gar nichts bewiesen. Willkürlichkeit und Bewusstsein sind Eigenthümlichkeiten, die von den bewegenden Centren abhängen und die an und für sich mit der Art der Bewegung nichts zu schaffen haben.

Die Athem- und Herzbewegungen verhalten sich insofern den Bewegungen der Sphincteren ähnlich, als man auch hier nicht geringe, Ruhe heuchelnde Erregungsgrade, sondern Contractionsgrade wie bei anderen quergestreiften Muskeln vor sich hat, mit dem Unterschiede, dass die Athemmuskeln nur theilweise, das Herz gar nicht unter dem Willenseinflusse stehen. Aber es fehlt hier selbst die zweite Eigenthümlichkeit tonischer Thätigkeit, das Continuirliche, und man ist genöthigt, für diese Muskeln eine besondere, rhythmisch unterbrochene tonische Erregung zu statuiren.

Wir sehen, wie weit man den Begriff Tonus fassen, wie sehr man ihn variiren muss, um ihn zur Erklärung der Thätigkeit dieser unwillkürlichen Muskeln zu verwenden. Es lässt sich nicht leugnen, dass die Ursachen der Herzbewegung, der Athembewegungen, der Sphincterenwirkungen noch sehr im Dunkeln liegen *); hierin liegt zugleich der Grund, warum kein strenger Gegenbeweis sich bringen lässt, wenn man durch einen „Tonus" alle diese Schwierigkeiten beseitigen will. Aber was hat man damit mehr gewonnen als ein Wort? und noch dazu ein Wort, mit dem, weil es sehr Differentem angepasst werden muss, gar kein bestimmter Begriff mehr zu verbinden ist. Freilich sind unklare Begriffe ebenso schwer zu widerlegen als zu beweisen, aber gerade in dieser Unklarheit und Unbestimmtheit liegt ihre innere Haltlosigkeit.

Noch weit misslicher steht es mit dem Tonus der willkürlichen Muskeln der Ortsbewegung. Dass das Zurückziehen durchschnittener Muskelenden lediglich Erscheinung der Elasticität sei, bedarf nicht mehr der Erwähnung **). Henle nahm ferner an, der Gesichtsausdruck sei durch den Tonus, d. h. die fortwährende geringe Spannung der Gesichtsmuskeln bedingt; die Verschiedenheit der Physiognomieen soll dadurch zu Stande kommen, dass der Tonus der Muskeln im Ganzen und einzelner Muskeln insbesondere bei ver-

*) Hierauf näher einzugehen würde zu weit führen und für die vorliegende Frage keinen Zweck haben.

**) Ed. Weber hat durch das Experiment bewiesen, dass, wie vorauszusehen war, die Retraction auch nach Durchschneidung der Nerven des Muskels noch stattfindet. (Muskelbewegung. S. 206.)

schiedenen Menschen ein verschiedener sei *). Gewiss erklären sich alle Verschiedenheiten, die man hier trifft, weit einfacher, wenn man bedenkt, dass das individuelle Temperament, von dem die Physiognomie abhängt, Gemüthsbewegungen und Leidenschaften von verschiedener Art, Stärke und Häufigkeit bedingt, und es liegt nahe, anzunehmen, dass diejenige Leidenschaft, die sehr häufig auf einem Gesichte sich ausprägt, in einem geringen Grade das letztere dauernd umändert. Denn wir haben früher gesehen, dass weder die Muskeln noch die übrigen Weichtheile des Gesichtes Körper von vollkommener Elasticität sind, sie erfahren durch Zugkräfte, die auf sie wirken, bald bleibende Dehnungen, die um so dauernder und bedeutender sind, je öfter diese Zugkräfte einwirken; so vermögen auch die Muskeln durch ihre Zugkraft sich selber gegenseitig, dem ausfüllenden Bindegewebe und der bedeckenden Haut bleibende Formänderungen zu geben.

Hieraus erklärt sich auch, dass der Gesichtsausdruck der Kinder im Allgemeinen ein sehr übereinstimmender ist; erst mit wachsendem Alter erhalten die Leidenschaften bestimmtere Richtungen und finden Zeit, mehr und mehr dem Gesichte einen dauernden Zug zu verleihen. Endlich müsste der Gesichtsausdruck, wenn er durch einen steten Erregungszustand während des Lebens bedingt wäre, gleichzeitig mit dem Leben vergehen: die Physiognomieen aller Leichen wären die nämlichen, was erfahrungsgemäss nicht der Fall ist.

Schliesslich pflegt man noch einige Erfahrungen aus dem pathologischen Gebiete hier aufzuführen.

Die Angabe, dass gelähmte Muskeln mehr erschlafft seien als nicht gelähmte, die M. Hall durch das Experiment am Thiere bestätigt fand **), ist sehr unbestimmt. Eine gelähmte Extremität ist insofern „mehr erschlafft“ wie eine nicht gelähmte, als bei jener kein einziger Muskel in Spannung sich befindet. Dies ist aber im gesunden Zustande, auch während scheinbarer Ruhe, anders, stets befinden sich hier einzelne Muskeln im Contractionszustande, üben dadurch einen Zug auf andere aus und versetzen diese in Spannung.

Was endlich die Entstellungen betrifft, welche nach gewissen Lähmungen sich einstellen***), so liegen auch für diese einfachere Erklärungsweisen viel näher. Das schiefe Herausstrecken der Zunge nach der kranken Seite hin, das bei Lähmungen der Zunge (des Hy-

---

*) Henle, Allgemeine Anatomie, S. 731.

**) M. Hall, Abhandlungen über das Nervensystem, übersetzt von Kürschner. Marburg 1840.

***) Vergl. die reiche Sammlung von Beispielen jeder Art in C. Bell's physiolog. und patholog. Untersuchungen des Nervensystemes, übers. von Romberg, Berlin 1836. Anhang I.

poglossus) beobachtet wird, hat man mit Recht aus dem Verlauf der Fasern der Mm. genioglossi hergeleitet. Ein einzelner dieser Muskeln muss die Zunge nicht nur nach vorn, sondern zugleich nach der entgegengesetzten Seite bewegen, sind beide Muskeln thätig, wie gewöhnlich im gesunden Zustande, so wird die letztere Seitenkraft durch die gleiche und entgegengesetzt gerichtete der anderen Seite aufgehoben, und es bleibt nur der vereinigte Muskelzug nach vorn noch übrig.

Andere Entstellungen, die sich nach Lähmungen einfinden, treten nie mit solcher Plötzlichkeit auf. Man hat sie, wie z. B. die Verzerrung des Gesichtes nach Facialislähmungen, um dem Tonus zu entgehen, theils dadurch zu erklären gesucht, dass jede Muskelwirkung von der gesunden Seite aus eine geringe Verzerrung zu Stande bringen muss, da keine Contraction der Muskeln der kranken Seite das Gleichgewicht wieder herzustellen vermag und somit im Verlaufe der Zeit jene Einflüsse sich summiren *), theils dadurch, dass in den gelähmten Muskeln Veränderungen der Ernährung und in Folge dessen Veränderungen der Elasticität eintreten **). — Was die erste dieser Erklärungsweisen betrifft, so hat man gewiss Recht, wenn man annimmt, dass die Symmetrie beider Gesichtshälften im gesunden Zustande dadurch bedingt ist, dass die Zugkräfte, die von den Muskeln beider Seiten ausgehen, entweder gegenseitig sich das Gleichgewicht halten oder einseitige Wirkungen nachträglich wieder ausgleichen. Die Verzerrungen, die allmälig nach Lähmungen sich einstellen, verdanken aber, wie mir scheint, derselben Ursache ihre Entstehung, welche die Ausbildung der individuellen Physiognomie bedingt. Wären die Muskeln und die anderen Weichtheile des Gesichtes Körper von vollkommener Elasticität, so wäre die Verzerrung, wie gewöhnlich im Anfange der Lähmung, stets nur während der Contraction sichtbar, sie könnte nicht dauernd werden. Jedesmal, sobald die Verkürzung der Muskeln aufhörte, müssten die Theile mit derselben Kraft in die frühere Form zurückkehren, mit der sie aus derselben gebracht worden sind. Da aber alle Gewebe bleibende Dehnungen erleiden, so ist damit die Entstehung und die allmälige Zunahme jener dauernden Gesichtsentstellung erklärt. Das Gleiche lässt sich auf alle anderen Fälle partieller Lähmungen ausdehnen, und es scheint, dass man für die Erklärung vieler Verkrümmungen viel zu häufig eine dauernde Muskelcontraction zu Hülfe genommen hat. Zur Entstehung einer Verkrümmung ist noch nicht einmal die complete Lähmung einer Muskelgruppe nothwendig, jedes Missverhältniss in der Kraft zweier antagonistischer Gruppen ist dazu ausreichend.

---

*) Koelliker, Mikroskopische Anatomie, II. 1, S. 270. — Heidenhain, Physiologische Studien, S. 29.

**) Heidenhain. a. a. O. S. 28.

Was die nutritiven Veränderungen betrifft, welche gelähmte Muskeln erleiden, so treten solche allerdings ohne Ausnahme ein, in der Zeit aber, in der die erste dauernde Formentstellung sich zeigt, ist davon wenigstens durch den Augenschein, durch die mikroskopische Untersuchung nichts wahrzunehmen. Wäre dies aber auch der Fall, so müsste doch, wenn man es hier zur Erklärung verwenden wollte, nachgewiesen sein, dass das fibröse Gewebe, in welches sich die Muskeln umwandeln, zu bleibenden Formänderungen in höherem Maasse geneigt sei als die Muskelsubstanz selber. Ein solcher Nachweis ist nicht geliefert; man findet im Gegentheile, dass das Sehnen- und Bindegewebe erstens in Bezug auf Vollkommenheit der Elasticität von dem Muskelgewebe nicht merklich übertroffen wird, dass aber zweitens das letztere viel ausdehnbarer ist als die ersteren, sobald also einmal eine bleibende Dehnung möglich wird, kann diese bei der Muskelsubstanz in grösserem Umfange stattfinden.

Der blossen Kritik einer naturwissenschaftlichen Hypothese kann niemals mehr gelingen als darzuthun, dass dieselbe durch einfachere, näher liegende Annahmen ersetzt werden könne; wenn die Hypothese auch im höchsten Grade unwahrscheinlich wird, ihre Möglichkeit ist immer noch vorhanden. Direct widerlegen wie beweisen kann nur das Experiment. Der erste Versuch einer experimentellen Prüfung des Muskeltonus ist erst neuerdings durch R. Heidenhain*) gemacht worden. Er belastete den Muskel, der noch durch seinen Nerven mit dem lebenden Frosche in Verbindung stand, und, während er mittelst des Fernrohres den Verlauf der elastischen Nachwirkung beobachtete, durchschnitt er nun plötzlich den Nerven. War die Form des Muskels ausser von seiner Elasticität noch von einem Tonus abhängig, so musste er im Momente, wo der letztere nach der Trennung vom Nervensysteme aufhörte, plötzlich sich verlängern. Dies trat nicht ein; der Verlauf der elastischen Nachwirkung, der nur durch die bei der Durchschneidung meist unvermeidliche Zuckung gestört wurde, blieb nach wie vor derselbe. Hieraus ist es erlaubt zu schliessen, dass vom Nervensysteme ein solcher Einfluss, wie man ihn unter dem Tonus zu verstehen pflegt, durch den der Muskel während der Ruhe in einem steten, wenn auch geringen, Grade der Contraction sich befände, nicht ausgeübt wird; denn in diesem Falle hätte eine durch die angewandte Messungsmethode jedenfalls wahrnehmbare Verlängerung eintreten müssen.

Man wird gegen diese Versuche nicht einwenden können, dass damit allerdings ein von den Centralorganen ausgehender Tonus widerlegt sei, dass es aber immer noch frei stehe, die Ursache desselben in die peripherischen Nerven zu verlegen. — Man könnte

*) A. a. O., S. 32.

sich allerdings vorstellen, dass die Nerven im Stande seien, die ihnen von den Centralorganen mitgetheilte tonische Erregung einige Zeit für sich zu bewahren und auf die Muskeln zu übertragen, ähnlich wie auch die Zuckungsfähigkeit des Nerven noch einige Zeit nach der Durchschneidung zurückbleibt. Wie aber diese allmälig erlischt, so müsste auch die tonische Kraft sehr bald verschwinden, um so mehr als diese Kraft immer wirksam ist und also rasch sich erschöpfen müsste, wenn der Nerv nicht mehr von seinem Centralorgane aus gewissermaassen geladen wird.

Wollte man ferner die unwahrscheinlichere Annahme machen, dass die tonische Erregung lediglich von den peripherischen Nerven ausgehe, so müsste dieselbe doch nach der Durchschneidung allmälig sich vermindern, indem ja dann das peripherische Stück bekanntlich abstirbt, namentlich wenn gleichzeitig (wie bei Heidenhain's Versuchen) die Blutzufuhr abgeschnitten ist; mittelbar und in letzter Instanz wäre also auch dann die Erhaltung des Tonus an das Rückenmark geknüpft. Immer müsste also wenigstens der Muskel eine allmälige Verlängerung erfahren, die Curve, welche die elastische Nachwirkung beschreibt, müsste bei der Durchschneidung einen Wendepunkt und von da an einen steileren Verlauf zeigen. Dies ist aber nicht der Fall, die Gestalt dieser Curve bleibt, wie ich mich durch Wiederholung der Heidenhain'schen Versuche überzeugt habe, die nämliche.

Dürfen wir demnach einen Tonus in dem bisher angenommenen Sinne als widerlegt betrachten, so bliebe doch noch die Frage zur Beantwortung übrig, ob nicht die Elasticität der Muskeln unter dem Einflusse des Nervensystemes eine andere sei, und ob demnach in Folge der Durchschneidung der Nerven eine Elasticitätsänderung eintrete. Diese Frage ist mit der Widerlegung des Tonus noch durchaus nicht beantwortet, denn eine Contraction, auch wenn sie dauernd ist, wie man von der tonischen annahm, kann möglicher Weise mit einer Elasticitätsänderung verbunden sein, sie selber ist aber natürlich nicht identisch mit derselben. Unsere Frage ist also eine wohl berechtigte.

Die Versuche von Heidenhain haben zugleich den Nachweis geliefert, dass eine bedeutende Elasticitätsänderung nicht stattfinden kann, denn auch diese hätte durch erhebliche Formänderungen sich kundgeben müssen. Aber damit ist die Möglichkeit sehr geringer Veränderungen, die den Gang der elastischen Nachwirkung vielleicht nicht merklich abändern, oder die der scharfen Messung durch das Fernrohr sich entziehen, dem Mikroskope aber noch deutlich wahrnehmbar sein könnten, nicht ausgeschlossen. Ueberdies kann man die Erfahrung machen, dass ein Körper erst, wenn die Elasticitätsänderung, die er erfährt, eine gewisse Grösse erreicht, aus freien Stücken

seine Form merklich ändert, während jene in einzelnen Dehnungsversuchen schon lange vorher sich zu erkennen gab; wir treffen hier auf ein ähnliches Verhalten wie bei der elastischen Nachwirkung; auch hier sehen wir den Körper erst sehr allmälig diejenige Form annehmen, die dem Molekularzustande, in dem er sich befindet, entspricht.

Man wird zugestehen, dass auch sehr geringe Elasticitätsänderungen in dem vorliegenden Falle geeignet sind, noch unser Interesse in Anspruch zu nehmen, und es lohnte sich daher wohl der Mühe, diesem Gegenstande eine besondere Versuchsreihe zu widmen. — Ich bitte den Leser jetzt in der Kürze mit mir den Weg zu verfolgen, den ich selbst bei diesen Untersuchungen eingeschlagen habe.

Die zunächst liegende und scheinbar unmittelbar zum Ziele führende Methode war folgende. Der Frosch wurde in der nämlichen Weise wie früher lebend präparirt, es wurden gleichfalls die Gefässe nicht unterbunden und möglichst unversehrt gelassen, um den störenden Einflüssen, welche die Abschneidung der Blutzufuhr bedingt, zu entgehen *); sodann wurde der Nervus ischiadicus hoch oben zur Seite des Kreuzbeines aufgesucht, vorsichtig von den begleitenden Gefässen isolirt und um denselben eine Schlinge geführt, so dass er bequem jederzeit hervorgezogen und durchschnitten werden konnte. Die Untersuchung selbst wurde ganz in der früher angegebenen Weise vorgenommen, es wurde dann im Verlaufe des Versuches der Nerv durchschnitten und beobachtet, ob unmittelbar auf die kaum vermeidliche Zuckung eine Längenänderung erfolgte; hierauf wurde mit den Dehnungsversuchen in gemessenen Zwischenräumen fortgefahren. — Ich theile einige der vielen auf diese Weise angestellten Versuche hier mit.

I.

T.	L.	L'.	D.
0	0,100	0,100	0
	Durchschneidung des Nerven. Zuckung. Verlängerung 0,02.		
0	0,120	0,080	0.040
0	0,100	0,100	0
15'	0,100	0,080	0,020.

II.

T.	L.	L'.	D.
0	0,138	0,138	0
	Durchschneidung. Zuckung. Verlängerung 0,12.		
0	0,160	0,140	0,020
0	0,140	0,140	0
	Exstirpation des Nerven. Zuckung. Verlängerung 0,02.		
0	0,160	0,140	0,020
0	0,156	0,132	0,024
0	0,136	0,120	0,016.

*) S §. 4.

III.

T.	L.	L'.	D.
0	0,100	0,100	0
Durchschneidung. Leise Zuckung. Verkürzung 0,12.			
0	0,140	0,080	0,060
0	0,100	0,096	0,004
35'	0,100	0,100	0.
Exstirpation des Nerven. Mehrere fibrilläre Zuckungen. Verkürzung 0,10.			
35'	0,100	0,100	0.

IV.

T.	L.	L'.	D.
0	0,120	0,100	0,020
Durchschneidung des Nerven. Keine wahrnehmbare Zuckungen. Verlängerung 0,04.			
0	0,136	0,098	0,038
0	0,114	0,096	0,018
0	0,120	0,100	0,020.

Das Resultat ist, dass unmittelbar nach der Durchschneidung des Nerven und nach vorübergegangener Zuckung eine Längenänderung eintritt. Sie ist so constant, dass aus einer sehr grossen Zahl von Versuchen mir keine bekannt sind, wo sie nicht wenigstens spurweise eingetreten wäre. Diese Längenänderung ist bald eine Verlängerung, und dies in der Mehrzahl der Fälle, bald eine Verkürzung; beide sind gewöhnlich nicht bleibende, namentlich sobald sie beträchtlicher sind, sondern es kehrt meist mit abnehmender Geschwindigkeit der Muskel ganz allmälig wieder in seine frühere Länge zurück *).

Ausser diesem unmittelbaren Effecte zeigt sich uns aber noch ein nachhaltigerer, und dieser besteht in einer Zunahme der Dehnbarkeit, die gewöhnlich verbunden ist mit einer grösseren bleibenden Dehnung, so dass die elastische Verkürzung nur wenig, zuweilen auch gar nicht zugenommen hat. — Dieser secundäre Effect steht mit dem primären in gar keinem besonderen Zusammenhange, er tritt fast ohne Ausnahme ein, ob eine Verlängerung oder eine Verkürzung der Durchschneidung unmittelbar nachfolgt, nur pflegt im letzteren Falle die Zunahme der Dehnbarkeit bedeutender zu sein, überdies ist diese um so beträchtlicher, je stärker die vorausgegangene Zuckung ausfiel.

Ehe wir es wagen, aus diesen Umständen den naheliegenden Schluss zu ziehen, dass eine Elasticitätsverminderung in Folge der Nervendurchschneidung stattfinde, und ehe wir damit den Tonus unter einem neuen Namen in seine alten Rechte wiederum einsetzen, wird es gerathen sein, zuvor noch eine umsichtige Prüfung anzustellen.

Es zeigt, sich, dass jene Elasticitätsänderung eine sehr vorüber-

*) Die nach der Nervendurchschneidung eintretende Verlängerung hat bereits C. Auerbach (über Muskeltonus, Jahresber. der schles. Ges. f. vaterl. Cultur, 1856, S. 127) beobachtet, aber nicht näher erklärt. Seine Arbeit, die im Wesentlichen die Resultate Heidenhain's bestätigt, kam mir erst während des Druckes dieser Untersuchungen zu Gesicht.

gehende ist; ihre ganze Dauer liegt meistens zwischen 1 und 3 Minuten, und es tritt allmälig der frühere Zutsand wieder ein. Dieser Umstand ist aber sehr geeignet, unser Misstrauen gegen das erhaltene Resultat rege zu machen. Denn wenn die Muskeln unter dem Einflusse des Nervensystemes eine grössere und vollkommenere Elasticität besässen, so müsste die nach der Trennung von jenem eintretende Aenderung eine bleibende sein. Dies würde allerdings nicht mehr gelten, wenn etwa in unseren Versuchen noch ein anderer Einfluss nach entgegengesetzter Richtung thätig gewesen wäre, der jenen mit der Zeit wieder compensirt hätte. Solcher Einflüsse könnte man in der That zwei aufführen, nämlich erstens die häufige Belastung, welcher der Muskel nothwendig ausgesetzt werden musste, und zweitens ein vielleicht nicht immer zu verhütendes allmäliges Absterben entweder des ganzen Thieres oder des untersuchten Muskels. Beides hat schon im §. 2 seine Widerlegung gefunden. Ein Gewicht von 2 Grammen, in der genannten Weise angewandt, ist von keinem irgend merklichen Einflusse. Einzelne Fälle, wo das Thier durch seinen Tod den Versuch störte, konnten natürlich gar nicht weiter benutzt werden; ein Absterben des blossgelegten Muskels allein konnte nicht mit so grosser Regelmässigkeit stattfinden. Ueberdies liegt die triftigste Widerlegung darin, dass, sobald jene rasche Elasticitätsschwankung nach der Durchschneidung vorüber war, nun die Elasticität sich in eben dem Grade und eben so lange constant erhielt wie in den früheren Versuchen.

Es ist demnach unzweifelhaft, dass die Elasticitätsverminderung und, wenn diese von ihr abhängt, die häufig beobachtete Verlängerung nach der Durchschneidung eine vorübergehende ist; sehen wir nun zu, ob eine solche aus anderweitigen, den Versuch begleitenden Umständen erklärt werden kann.

Zunächst müsste noch ein Bedenken beseitigt werden. Ich fürchtete nämlich, es möchte vielleicht die Durchschneidung des Nerven, obzwar sie möglichst hoch oben geschah, gleich einer Verminderung des Muskelquerschnittes wirken; denn der Ischiadicus ist in einem ziemlich lockeren Zellgewebe eingehüllt; man könnte also denken, derselbe sei an seiner Ursprungsstelle gleichsam aufgehängt, und es wäre dadurch wenigstens die erste Verlängerung, die der Durchschneidung meistens nachfolgt, zu erklären. Um über dieses Bedenken ins Reine zu kommen und um zugleich zu erfahren, ob auch eine auf andere Weise bewirkte Trennung die gleiche Folge habe, verfuhr ich in folgender Weise: um den Nerven des in der gleichen Weise wie vorhin zubereiteten Thieres wurde ein feiner, sehr starker Seidenfaden gelegt; es wurde dasselbe befestigt, einige Dehnungsversuche vorgenommen, dann der Nerv rasch und kräftig unterbunden und nun der Effect beobachtet. Nach einiger Zeit wurde der Nerv oberhalb des

Unterbandes durchschnitten und nachgesehen, ob dies eine Verlängerung zur Folge hatte.

Was zunächst das letztere betrifft, so wurde eine Verlängerung allerdings in einigen Fällen, aber durchaus nicht immer beobachtet, und wo sie eintrat, war sie stets sehr gering, sie betrug dann höchstens 0.02mm, so dass daraus die meist viel beträchtlicheren Werthe, die wir oben erhalten haben, nicht erklärbar sind.

Die Unterbindung des Nerven gelang in manchen Fällen so, dass dadurch nur eine starke Zuckung veranlasst wurde, öfters entstand ein rasch vorübergehender Tetanus. Das Resultat blieb auch hier ein schwankendes, es wurde, nach vorübergegangener Zuckung, bald Verlängerung, bald Verkürzung beobachtet.

V.

T.	L.	L'.	D.
0	0,120	0,112	0,008
	Unterbindung. Zuckung. Verkürzung 0,158.		
0	0,120	0,110	0,010.

VI.

T.	L.	L'.	D.
0	0,100	0,100	0
	Unterbindung. Heftige Zuckung. Verlängerung 0,20.		
0	0,140	0,100	0,040
0	0,116	0,096	0,020.

Zufällige Beobachtungen lehrten nun, dass, wenn der Muskel aus irgend anderen Ursachen in Zuckung gerieth, gleichfalls meistens eine Verkürzung oder — dies freilich in seltenen Fällen — eine Verlängerung eine Zeit lang noch zurückblieb.

Dieser Umstand veranlasste noch eine Reihe von Versuchen über den Einfluss schnell vorübergehender Zuckungen anzustellen; sie wurden theils an Muskeln, die sammt ihren Nerven ausgeschnitten waren theils an solchen, die mit dem lebenden Thiere noch in Verbindung standen, ausgeführt. Zuckungen wurden durch mechanische Reizung, durch Abschneiden von Nervenstücken, auf reflectorischem Wege erzielt; oder es wurden die zuweilen aus freien Stücken entstehenden beobachtet. Folgendes ist das Ergebniss einiger der am lebenden Thiere angestellten Versuche.

VII.

T.	L.	L'.	D.
0	0,098	0,084	0,014
	Reizung. Zuckung. Verlängerung 0,086.		
0	0,120	0,100	0,020
0	0,100	0,100	0
20'	Reizung. Zuckung. Verkurzung 0,10.		
20'	0,100	0,100	0.

VIII.

T.	L.	L′.	D.
0	0,094	0,090	0,004
	Spontane Zuckung. Verkürzung 0,126.		
0	0,120	0,080	0,040
0	0,096	0,056	0,040
	Zuckung. Verkürzung 0,22.		
0	0,100	0,090	0,010.

Diese Ergebnisse zeigen eine unverkennbare Uebereinstimmung mit den nach der Nervendurchschneidung erhaltenen. Hier wie dort treffen wir eine unmittelbare Längenänderung und eine kurze Zeit in den Dehnungsversuchen sich kundgebende Elasticitätsverminderung. Aber ein Unterschied findet sich: die unmittelbare Längenänderung besteht nämlich in den Fällen, wo die Zuckung nicht durch die Trennung des Nerven veranlasst ist, weit häufiger in einer Verkürzung; Verlängerung gehört zu den seltenen Ausnahmen. Diesen einzigen Umstand abgerechnet, zeigt sich die Durchschneidung von keinen anderen Folgen begleitet als jede andere mit einer Zuckung verbundene mechanische Reizung; es muss uns dadurch schon im höchsten Grade wahrscheinlich werden, dass die Durchschneidung an und für sich auf die Muskeln von keinerlei Einflusse ist.

Dieser Schluss müsste natürlich seine unmittelbarste Bestätigung finden, wenn es gelänge, den Nerven einmal so zu durchschneiden, dass gar keine Zuckung stattfände. Meine hierauf gehenden Bestrebungen sind leider ohne Erfolg gewesen. Man wird sich hierüber wundern, da jenes Experiment an einem mit seinem Nerven ausgeschnittenen Muskel verhältnissmässig so leicht gelingt. Wenn man einen solchen Muskel, nachdem es auf diese Weise gelungen ist, ein Stück von seinem Nerven abzuschneiden, untersucht, so findet man auch, wie vorauszusehen war, dass die Länge, die Elasticität desselben völlig unverändert geblieben sind. Doch auch dieser Versuch gelingt vorzugsweise an Muskeln, deren Leistungsfähigkeit schon abgenommen hat, die Muskeln lebender Thiere sind aber gewöhnlich sehr leicht erregbar; dazu kommt, dass beim Hervorziehen des Nerven mittelst der um ihn gelegten Fadenschlinge eine leichte Zerrung unvermeidlich ist. Endlich muss ich bemerken, dass die Ruhe eines Muskels auf irgend einen seinen Nerven treffenden Reiz sehr oft nur eine scheinbare ist: die mikroskopische Messung zeigt dann immer noch Verkürzungen, die $^1/_{25}$ bis $^1/_{100}$ Millimeter betragen. Ich habe zuweilen Muskeln untersucht, die dem blossen Auge den Schein der ungestörtesten Ruhe darboten, und die nichts desto weniger in beständigen, rasch auf einander folgenden Zuckungen solcher Art begriffen waren.

Die einfachste Ueberlegung sagt uns demnach, dass, wenn uns ein Mittel zu Gebote stände, welches die Erregbarkeit des Nerven

herabsetzte, ohne doch denselben abzutödten, wir ohne Zweifel am Ziele unserer Wünsche angelangt wären, denn es würde dann leicht sein, die Erregbarkeit so weit zu schwächen, dass bei der Durchschneidung keine Zuckung mehr erfolgen könnte. — Ein solches Mittel ist aber offenbar das Tetanisiren auf elektrischem Wege, zu dem ich daher schliesslich meine Zuflucht nahm. Ich tetanisirte den Muskel des lebenden Thieres einige Minuten lang, indem ich mit Hülfe einer Vorrichtung, die wir später kennen lernen werden, den Strom durch ihn leitete, er war dann hinreichend ermüdet und doch bei weitem nicht leistungsunfähig, denn stärkere Ströme vermochten noch eine beträchtliche Verkürzung hervorzubringen. Der Erfolg entsprach vollkommen der Erwartung: sobald nur der Muskel hinreichend ermüdet war, um auf die Durchschneidung des Nerven nicht mehr mit Zuckung zu antworten, blieb seine Länge völlig ungeändert. — Dehnungsversuche dann noch vorzunehmen war jedoch unthunlich, da diese wegen des voraufgegangenen Tetanus, über dessen Einfluss uns noch nichts bekannt ist, völlig unsichere Resultate geliefert hätten. Es scheint aber solches auch völlig überflüssig zu sein, da die vorübergehende Zunahme der Dehnbarkeit nach der Durchschneidung in ihrer Grösse von der auf gewöhnliche Zuckungen folgenden nicht differirte, während hingegen die Häufigkeit einer unmittelbaren Verlängerung nach derselben von anderartigen Zuckungen einen bemerkenswerthen Unterschied bot, der uns nothwendig auffordern musste, seine Spur zu verfolgen und wo möglich seine Ursachen zu ergründen. Wenn uns nun das letztere auch noch nicht gelungen ist, aus dem Grunde, weil wir auf diesem Gebiete keinen Schritt weiter werden thun können, ohne den elektrischen Strom zu Hülfe zu ziehen *), so berechtigt uns immerhin das erhaltene Resultat jetzt schon zu dem Schlusse, dass die Trennung des Nerven an und für sich von keinem Einflusse ist auf die mechanischen Eigenschaften des Muskels.

Die gänzliche Exstirpation eines Nerven hat keine anderen Folgen als jene, die eine heftige Zuckung begleiten; es ist oben gelegentlich in zwei Versuchen (II. und III.) hierauf aufmerksam gemacht worden, und es wird hierdurch auch die Meinung Jener widerlegt, welche noch dem Nerven an sich, unabhängig von den Centralorganen, irgend eine Einwirkung zuschreiben wollten.

Es muss noch der Einfluss, den die Zerstörung der verschiedenen Centralorgane des Nervensystemes ausübt, hier erwähnt werden. Die Entfernung des Gehirnes, durch Decapitation oberhalb des ver-

*) Mit seiner Hulfe wird auch erst die eigenthumliche Wirkung der Zuckungen, auf die wir hier gelegentlich gestossen sind, ihre genauere Zergliederung finden können.

längerten Markes, ist, vorausgesetzt, dass es gelingt, dieselbe zu vollführen, ohne dass das Thier in Zuckungen geräth, ohne alle Folgen. Wo Zuckungen eintreten, ist das Verhalten das vorhin erwähnte. Ebenso ist es mit der Zerstörung des verlängerten Markes. Die Zerstörung des Rückenmarkes, die durch Einstossen einer hinreichend dicken und langen Nadel in den Rückenmarkscanal geschah, hatte natürlich immer einen kurz dauernden Starrkrampf zur Folge; es blieb dann eine geringe Verkürzung zurück, und die Dehnbarkeit des Muskels hatte auf einige Minuten zugenommen, — lauter Folgen, die uns nach dem Vorausgegangenen hinreichend erklärlich sind.

Ich habe aller dieser von einem, wie man sieht, gänzlich negativen Resultate gefolgten Versuche ausführlich Erwähnung gethan, weil ich glaubte, dass es mindestens von ebenso grosser Wichtigkeit sei, verbreitete und unrichtige Annahmen streng zu widerlegen, als neue Erfahrungen mitzutheilen. Es dürfte aber keiner Rechtfertigung mehr bedürfen, wenn wir es als eine zweifellose Thatsache ansehen, dass die unmittelbar nach der Durchschneidung, Unterbindung oder Exstirpation eines Nerven oder nach der Zerstörung des Rückenmarkes, zuweilen auch anderer Centralorgane, auftretende Längenänderung und Elasticitätsschwankung stets bedingt sei durch begleitende Zuckungen.

§. 4.

Ueber den Einfluss des Blutes auf die Muskeln.

Es ist eine längst bekannte Thatsache, dass das Blut auf die Eigenschaften der Muskelsubstanz von sehr wesentlichem Einflusse ist. Einerseits hat man die Erfahrung gemacht, dass die Muskeln kaltblütiger Thiere, wenn sie mit Blut, und namentlich arteriellem Blute, getränkt werden, weit länger ihre Leistungsfähigkeit behalten, ja dass sich diese oft, nachdem sie schon verloren war, wieder einstellt *). Andererseits sah man die Bewegungsfähigkeit der Muskeln schwinden, selbst wenn sie noch mit dem lebenden Thiere in Verbindung standen, nachdem die Blutzufuhr ihnen abgeschnitten war. Stenson wird gewöhnlich als der Erste genannt, der den gebräuchlichsten hierher gehörenden Versuch, die Unterbindung der Aorta abdominalis am lebenden Thiere, vornahm **); es pflegen darauf sehr bald die Hinterextremitäten bewegungsunfähig zu werden.

*) Alex. v. Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfaser. Posen und Berlin 1797. Bd. II, S. 263.

**) Haller, Elementa physiologiae. Tom. IV, p. 544. Haller bemerkt, dass Bagliv und Swammerdamm schon vor Stenson diesen Versuch anstellten.

In neuester Zeit haben fast gleichzeitig Brown-Séquard *) und Stannius **) ihre Aufmerksamkeit auf diese Erscheinung gelenkt. Beide bezeichnen den Zustand, in den die gelähmten Beine verfallen, als durchaus gleich dem der gewöhnlichen Todtenstarre. Wenn nach einiger Zeit die Ligaturen wieder gelöst wurden, so verschwand auch die Starre wieder allmälig. Brown-Séquard ging noch weiter: er verband die Aorta eines gestorbenen Kaninchens, dessen Muskeln schon mehrere Minuten lang todtenstarr waren, mit der Aorta eines noch lebenden, und er sah nicht nur die Starre schwinden, sondern auch die Reizbarkeit der Muskeln und Nerven wieder zurückkehren; ja, Muskeln eines vor 13 Stunden hingerichteten Verbrechers sollen durch defibrinirtes Blut wieder ihre Geschmeidigkeit und ihre Irritabilität erlangt haben ***). Später vermochte dieser kühne Experimentator sogar amputirte Glieder, die er durch Einspritzung von Chloroform starr gemacht und zugleich gegen die Fäulniss geschützt hatte, nach 2 bis 10 Tagen wieder ins Leben zurückzurufen †).

Gegenüber diesen auffallenden Resultaten bei warmblütigen Thieren sind die Folgen, die man nach der Vorenthaltung des Blutes bei den Muskeln der Kaltblüter beobachtet, gar nicht in die Augen fallend ††). — Nichts desto weniger wird man von vornherein vermuthen dürfen, dass auch bei ihnen dieselben Veränderungen, nur nicht in so hohem Grade und so rasch stattfinden, weswegen sie auf die Erregbarkeit der Muskeln von geringerem Einflusse bleiben, wie ja auch die nach dem Tode eintretende Starre bei diesen Thieren weit geringer ist und weit später erfolgt. Ich habe in dieser Voraussetzung zu den Versuchen, die ich über den Einfluss der Unterbindung auf die Muskeln anstellte, und die man auch nach den genannten Arbeiten aus dem Grunde nicht überflüssig finden wird, weil sie die ersten messenden Versuche sind, gleichfalls Frösche genommen. Ich war hierzu genöthigt, weil bei warmblütigen Thieren solche Versuche, bei denen die Muskeln entblösst und isolirt werden müssen,

*) Comptes rendus, Tom. XXXII, 1851. p. 855.

**) Archiv für physiologische Heilkunde. XI, 1852. S. 1.

***) Comptes rendus, ebend. p. 897.

†) Dieses in einer mir nicht zugänglichen Schrift Brown-Séquard's (Experimental researches applied to physiology and pathology. New-York, 1853) enthaltene Resultat entnehme ich Cannstadt's Jahresbericht für 1853, S. 199. Leider verlieren diese Versuche dadurch an Zutrauen, dass nicht angegeben ist, auf welchem Wege man sich von dem wiedergekehrten Leben versicherte.

††) J Muller fand die Muskeln eines Frosches noch reizbar, selbst nachdem er alles Blut durch einen in die Arterien getriebenen und aus den durchschnittenen Venen wieder ausfliessenden Wasserstrom aus den Gefässen ausgetrieben hatte. (Handbuch der Physiologie. Bd. II, S. 49).

ganz unausführbar oder doch so eingreifend sind, dass ihr Resultat werthlos wäre.

Das Verfahren war hierbei folgendes: nachdem dem lebenden Thiere auf der zu benutzenden Seite der Nerv durchschnitten und in der schon bekannten Weise die Muskelgruppe Adductor magnus und Semimembranosus präparirt war, wurde um die von dem Plexus ischiadicus isolirte Art. iliaca eine Schlinge gelegt. Es wurde dann der Frosch wie früher befestigt, in gemessenen Zwischenräumen wurden Dehnungsversuche vorgenommen und im Verlaufe derselben plötzlich die Arterie unterbunden und der Erfolg beobachtet.

Eine unmittelbare Längenänderung tritt nach der Unterbindung niemals ein, wenn man nicht etwa mit dem Unterbindungsfaden das naheliegende Nervenende zerrt und dadurch Zuckung veranlasst, durch eine solche werden dann immer auch die unmittelbar vorgenommenen Dehnungsversuche getrübt. Wir haben uns dabei nicht länger aufzuhalten, da wir hiervon schon hinreichend Kenntniss haben, und da überdies derartige Zuckungen bei der Unterbindung nur sehr ausnahmsweise auftreten und durch Vorsicht sich fast immer vermeiden lassen. — Folgendes ist das Ergebniss einiger dieser Versuche.

I.

T.	L.	L'.	D.
0	0,160	0,160	0
30'	0,160	0,160	0
	Unterbindung.		
30'	0,168	0,160	0,008
115'	0,160	0,160	0
150'	0,150	0,150	0
195'	0,145	0,145	0
225'	0,128	0,128	0
330'	0,114	0,114	0
435'	0,110	0,106	0,004
465'	0,112	0,112	0
530'	0,110	0,106	0
620'	0,088	0,088	0

II.

T.	L.	L'.	D.
0	0,124	0,110	0,014
40'	0,126	0,124	0,002
	Unterbindung.		
40'	0,124	0,120	0,004
60'	0,120	0,120	0
85'	0,120	0,100	0,020
235'	0,100	0,090	0,010
295'	0,092	0,092	0
425'	0,082	0,080	0,002

III.

T.	L.	L'.	D.
0	0,100	0,100	0
	Unterbindung.		
0	0,100	0,100	0
14'	0,085	0,080	0,005
40'	0,080	0,080	0
70'	0,080	0,078	0,002
105'	0,070	0,066	0,004
142'	0,064	0,048	0,016
230'	0,052	0,048	0,004
289'	0,042	0,038	0,004

IV.

T.	L.	L'.	D.
0	0,120	0,120	0
15'	0,124	0,104	0,020
45'	0,120	0,120	0
	Unterbindung.		
55'	0,100	0,100	0
60'	0,094	0,084	0,010
80'	0,090	0,090	0
100'	0,088	0,080	0,008
125'	0,075	0,070	0,005
145'	0,080	0,076	0,004
270'	0,075	0,071	0,004
315'	0,088	0,080	0,008

Wenn man diese Versuche mit den früher mitgetheilten vergleicht, so lässt sich nicht verkennen, dass von der Unterbindung der Arterie an die Elasticität in stetiger Zunahme begriffen ist. Dieses Steigen wird meist schon nach 10 bis 20 Minuten, manchmal selbst in kürzerer Zeit merklich. Allerdings ist nicht zu verschweigen, dass auch in Fällen, wo man die Arterie nicht unterbindet und den Frosch in gleicher Weise untersucht, von Anfang bis zu Ende des Versuches die Dehnbarkeit sehr häufig etwas abnimmt (s. §. 2), dies besonders dann, wenn die Thiere früh hinfällig werden, wenn die Capillarblutungen sehr bedeutend sind, immerhin fand sich aber noch eine grosse Menge von Versuchen, wo die Elasticität, geringere Schwankungen abgerechnet, beinahe constant sich erhielt. Bedeutungslose Schwankungen, wie sie fast immer sich finden, lassen sich sehr wohl dadurch unterscheiden, dass sie, minder beträchtlich, nicht in einer Richtung fortschreiten.

Nichtsdestoweniger wäre es sicherlich nicht gerathen, hier ohne Zuhülfenahme einer grösseren Zahl gelungener und völlig übereinstimmender Versuche einen Schluss ziehen zu wollen. Nun zeigt sich aber, dass von der Unterbindung an, man mag sie früher oder später vornehmen, stets die Elasticität zunimmt, in keinem einzigen Falle sich constant erhält, während dies in den anderen Versuchen, wenn nicht offenbar das Thier durch die Zurichtung bedeutend gelitten hatte, die Regel war. Wenn es uns hiernach schon erlaubt werden muss,

den Grund dieser Elasticitätszunahme in der That in der aufgehobenen Blutzufuhr zu suchen, so spricht hierfür noch mehr der Umstand, dass vom Momente der Unterbindung an bis zum Eintritte der ersten Spuren der Veränderung nur eine sehr kurze Zeit verfliesst, ja dass diese Veränderung oft schon nach wenigen Minuten sich zu erkennen giebt.

Dies widerspricht übrigens den Angaben der anderen Beobachter, wonach die Starre selbst bei warmblütigen Thieren erst im Verlaufe einiger Stunden erfolgt. Aber dieser Widerspruch ist nur ein scheinbarer, denn wir müssen dabei bedenken, dass Jene die Starre erst erkennen konnten, sobald sie ihrem Höhepunkte schon nahe war, dass dieselbe möglicherweise einen allmäligen Verlauf hat, dessen niederste Grade erst unseren feineren Messungsmethoden zugänglich sind. Ein solcher Verlauf ist in der That unverkennbar, die Elasticitätszunahme erfolgt zuerst unbedeutend und langsam und wächst dann in rascherem Maasse; es ist sehr wahrscheinlich, dass auch beim warmblütigen Thiere die Elasticitätsänderung sehr bald nach der Unterbindung beginnt, ihr Wachsthum ist aber offenbar ein noch viel schnelleres als beim Frosche, sobald sie ihrem Höhepunkte sich nähert.

Unser für den Frosch erhaltenes Resultat bekommt übrigens noch seine directe Bestätigung durch unsere früher angestellten Dehnungsversuche am Muskel des eben gestorbenen Thieres. Jetzt, nachdem es uns geglückt ist nachzuweisen, dass die Aufhebung der Einwirkung des Nervensystemes von keinerlei Einflusse ist, sind wir berechtigt, alle Veränderungen, die unmittelbar nach dem Tode vor sich gehen, auf Rechnung der aufgehobenen Blutzufuhr zu schreiben. Dort aber, wo natürlich die Entziehung des Blutes eine noch viel vollständigere war, als in diesen Versuchen am lebenden Thiere, hatte es sich schon gezeigt, dass bereits wenige Minuten nach dem Tode die Abnahme der Dehnbarkeit beginnt. — Dort aber waren wir noch zu einem auffallenden und damals nicht erklärbaren Resultate gekommen. Während nämlich die Dehnbarkeit abnahm, wurde zugleich die Proportionalität der Verlängerungen mit den Gewichten undeutlicher oder auf sehr enge Grenzen beschränkt. Sehen wir nun, ob das Gleiche nach der Unterbindung eintritt. Ich erhielt z. B. in einem Falle:

Vor der Unterbindung.			Drei Stunden nach der Unterbindung.		
Belastung.	Verläng.	Verkürz.	Belastung.	Verläng.	Verkürz.
2	0,110	0,110	2	0,060	0,060
5	0,265	0,250	5	0,190	0,180
10	0,550	0,510	10	0,410	0,355
20	0,980	0,900	20	0,560	0,460

Es lässt sich hier eine ähnliche Aenderung wie in jenen früheren Fällen nicht verkennen.

Brown-Séquard und Stannius haben, wie erwähnt, schon ge-

funden, dass der Wiedereintritt des Blutes in starre Muskeln die Starre wieder zu lösen vermag. Es war daher zu erwarten, dass auch die Messung ein ähnliches Ergebniss liefere. Im ersten der folgenden Fälle wurde gleichfalls die Art. iliaca unterbunden; im zweiten wurde, nach geöffneter Brusthöhle, die Ligatur um die Aorta unmittelbar nach ihrem Ursprunge aus dem Herzen gelegt. Das Herz pulsirt nach dieser Operation ungestört fort, wenn nicht etwa durch Unvorsichtigkeit der Hohlvenensinus mit eingeschnürt wurde *).

V.

T.	L.	L'.	D.
0	0,106	0,098	0,008
	Unterbindung.		
5'	0,098	0,098	0
20'	0,080	0,080	0
25'	0,102	0,102	0
50'	0,084	0,081	0,003
60'	0,075	0,067	0,008
	Lösung der Ligatur.		
63'	0,081	0,074	0,007
70'	0,084	0,090	0,006
105'	0,080	0,076	0,004
125'	0,075	0,066	0,009

VI.

T.	L.	L'.	D.
0	0,128	0,120	0,008
	Unterbindung.		
0	0,103	0,088	0,015
90'	0,097	0,093	0,004
	Lösung der Ligatur.		
90'	0,124	0,124	0
	. . . . .		
110'	0,102	0,102	0

Auch hier sehen wir, dass die Dehnbarkeit wieder eine kurze Steigerung erfährt. Sie ist übrigens gewöhnlich nur 1 bis 2 Stunden anhaltend und sinkt dann wieder. Es lässt sich vermuthen, dass dies durch die immerhin sehr ungünstigen Bedingungen, unter denen sich die Muskeln befinden, veranlasst ist, und ich glaube, dass wir uns, Angesichts der bedeutenden Schwierigkeiten dieser Versuche, damit begnügen müssen, nachgewiesen zu haben, dass überhaupt das Wiederzulassen des Blutes einen die gesteigerte Elasticität vermindernden Einfluss ausübt.

Nachdem wir im Vorhergehenden gesehen haben, in welcher

*) Vergl. Stannius, Versuche am Froschherzen. Müller's Archiv 1852, S. 85.

Weise die Aufhebung der Blutzufuhr und somit der Ernährung auf die mechanischen Eigenschaften der Muskelsubstanz von Einflusse ist, bleiben wir vorerst stehen bei dem in die Augen springenden Resultate, dass die gänzliche Entziehung des Blutes den Muskel unmittelbar tödtet, indem wir die weitere Erörterung der in Folge des Todes in ihm eintretenden Veränderungen einer späteren Stelle vorbehalten. Eine Bemerkung aber, welche theilweise die Kritik der Tonuslehre, die im vorigen Paragraphen versucht worden ist, ergänzt, müssen wir hier noch anknüpfen.

Man hat nämlich dem Worte Tonus schon seit langer Zeit auch eine andere Bedeutung gegeben als die früher erwähnte, und namentlich von ärztlicher Seite aus. Virchow hat diesen Vorstellungen den präcisesten Ausdruck verliehen *). Man nennt hier Tonus diejenige Erscheinungsweise nicht bloss des Muskelgewebes, sondern aller Körpertheile, die denselben bei günstiger Ernährung zukommt, und Atonie das Gegentheil davon. Hiergegen wäre an und für sich nichts einzuwenden; man könnte immerhin die durch verschiedene Ernährungsverhältnisse bedingten Zustände eines Gewebes mit besonderen Namen belegen, wenn gleich es noch fraglich ist, ob alle Ernährungsverschiedenheiten so scharf in zwei Abtheilungen geschieden werden können. Wenn man aber weiter sagt: „bei günstiger Ernährung müsse die innere Anziehung der Theilchen, die Cohäsion, mithin auch die Widerstandskraft nach aussen die grösste sein (Tonus); bei Ernährungsstörungen werde die innere Anziehung nachlassen, die Cohäsion sich vermindern (Atonie)," so ist man zu diesem Ausspruche durch sichere Erfahrungen noch nicht berechtigt. Man könnte nun leicht sich versucht fühlen, in den über den Einfluss der Aufhebung der Blutzufuhr gemachten Erfahrungen ein erwünschtes Mittel zu sehen, um mit dessen Hülfe die vorliegende Frage unzweideutig zu beantworten, da ja alle Ernährungsverhältnisse in letzter Instanz auf das Blut zurückgeführt werden können, ähnlich wie eine solche Entscheidung rücksichtlich des nervösen Tonus möglich war, sobald es gelang, den Einfluss der Nervendurchschneidung genauer zu verfolgen. Da nun, wie bekannt, die Unterbindung keine andere Folge hat, als dass sie das zur unterbundenen Arterie gehörige Organ abtödtet, der Tod aber namentlich in muskulösen Theilen von ganz anderen physikalischen Veränderungen begleitet ist, als diejenigen sind, welche die Atonie hervorrufen soll, so könnte man sich alsbald veranlasst fühlen, auch über diese Richtung der Tonuslehre den Stab zu brechen. Dazu ist man aber in der That, gestützt auf die genannten Erfahrungen, noch durchaus nicht berechtigt. Mangelhafte Ernährung und Ernährungsmangel sind sehr von einander verschieden. Selbst wenn die erstere

*) Archiv für pathologische Anatomie. Bd. VI, S. 139.

nur quantitativer Natur wäre, würde, wie an und für sich klar ist, das hier obwaltende Verhältniss kein so einfaches sein, dass ihre Folgen bloss graduell von den Folgen des Ernährungsmangels verschieden wären. Ein Glied, welches plötzlich nur mit der Hälfte seines gewöhnlichen Blutbedarfes versehen würde, würde vermuthlich nicht etwa eine halbe Todtenstarre zeigen, sondern über die physikalischen Veränderungen, die durch diese Ernährungsstörung bedingt würden, können wir im Voraus gar keine Vermuthung haben. — Dazu kommt aber, dass Ernährungsstörungen wohl am seltensten durch Abnormitäten in der Menge des Blutes, sondern fast immer durch Modificationen der Zusammensetzung desselben bedingt, also qualitativer Art sind, und in welcher Weise solche ändernd einwirken, können wir noch weniger a priori bestimmen.

Es wäre daher lediglich die Erfahrung, welcher künftig die Entscheidung in dieser Sache zustände. Freilich ist es nicht unmöglich, dass das praktische Beobachtungstalent hier bereits etwas geahnt hat, was dem feinen physikalischen Versuche noch unzugänglich ist. Sehen wir jedoch ab von dieser mehr historischen Berechtigung, wenn man eine solche gelten lassen will, so haben wir bis jetzt noch gar keine sicheren Anhaltspunkte, auf die ein Urtheil sich gründen liesse; wenn aber die Kritik verneinend verfahren will, so wird sie in vieler Hinsicht gegen den nutritiven Tonus dieselben Einwendungen wie gegen den nervösen machen können, und der eine wird keine bessere Gnade vor ihr finden als der andere.

§. 5.

Ueber den Einfluss verschiedener anderer Einwirkungen auf die Muskelsubstanz.

Es schliesst sich hier die Untersuchung einiger weiterer Einflüsse an, die den vom Organismus getrennten Muskel treffen und die, da sie zudem grösstentheils künstlich herbeigeführt sind, zwar ein untergeordnetes Interesse darbieten, nichtsdestoweniger aber berücksichtigt sein müssen, weil sie möglicherweise auf die Structur des Muskelgewebes und auf verschiedene Zustände desselben einiges Licht zu werfen vermögen.

Durch Eintrocknen nimmt die Elasticität des Muskels ungefähr um das 60fache zu, die Proportionalität der Verlängerungen mit den Gewichten wird innerhalb viel weiterer Grenzen gültig, die elastische Nachwirkung wird verschwindend klein; kurz: der eingetrocknete Muskel verhält sich rücksichtlich seiner Elasticität völlig analog einem starren unorganischen Körper. — Unter diesen Veränderungen ist

unstreitig die interessanteste diejenige, welche die elastische Nachwirkung betrifft, insofern man hoffen könnte, dass dieselbe geeignet sei, auf die noch so dunkle Natur dieses Phänomens einiges Licht zu werfen. In der That muss die auffallende Art und Weise, wie die Nachwirkung bei den organischen Geweben beobachtet wird, diesem Ergebnisse zufolge nothwendig in dem Wassergehalte derselben begründet liegen. Deshalb ist aber die Nachwirkung selbst noch nicht eine lediglich durch die Tränkung mit Flüssigkeit bedingte Erscheinung, denn sie kommt, wie wir gesehen haben, höchst wahrscheinlich allen Körpern zu (s. §. 1). Wohl aber sind wir zu dem Schlusse berechtigt, dass die Grösse und namentlich die lange Dauer der Nachwirkung wesentlich durch den Wassergehalt bedingt werde. Dies im Verein mit der bedeutenderen Dehnbarkeit, welche ebenfalls von der Tränkung mit Flüssigkeit herrührt, giebt uns vollständige Rechenschaft von den Eigenthümlichkeiten der Muskeln und anderer feuchter Gewebe in Hinsicht ihrer Cohäsions- und Elasticitätsverhältnisse. In welcher Weise aber die Parenchymflüssigkeiten hierbei wirksam seien, ob, wie Ludwig*) andeutet, die imbibirten Wasserschichten ähnlich wirken wie die die Moleküle umgebenden Wärmesphären, wodurch man wenigstens die Erniedrigung des Elasticitätscoëfficienten sich einigermaassen verdeutlichen könnte, hierüber lassen sich noch gar keine begründeten Vermuthungen aufstellen. Es lässt sich aber von vornherein einsehen, dass ein genaueres Studium dieser Verhältnisse für die Kenntniss der Molekularanordnung organisirter Körper von höchster Wichtigkeit sein werde.

Unter den verschiedenen physikalischen und chemischen Einflüssen auf die Muskelsubstanz heben alle, die ich hier zu erwähnen habe, sobald ihre Einwirkung eine gewisse Grösse erreicht, die Leistungsfähigkeit des Muskels auf, sie tödten ihn; und mit der Abnahme der Leistungsfähigkeit geht das Schwinden des Muskelstromes, der bevor er gänzlich aufhört, zuweilen noch in verkehrter Richtung sichtbar wird, Hand in Hand. Das Werk v. Humboldt's**), das über den ersteren Gegenstand sehr genau berichtet, enthält schon Manches, was auch die Veränderungen der Cohäsions- und Elasticitätszustände ganz bezeichnend ausdrückt; ebenso ist in du Bois-Reymond's thierisch-elektrischen Untersuchungen***) bereits mehreres hierher Gehörige enthalten. Ueber die mikroskopischen Veränderungen derartiger Muskeln habe ich dem in den histologischen und histochemischen Lehrbüchern Enthaltenen nichts Neues hinzuzufügen****).

*) Henle's und Pfeufer's Zeitschr. für ration. Medicin. 1849. Bd. VIII, S. 22.

**) v. Humboldt, Ueber die gereizte Muskel- und Nervenfaser. Bd. II.

***) Bd. II, S. 177.

****) Vergl. besonders Lehmann, Lehrbuch der physiologischen Chemie. 2. Aufl. Bd. III, S. 67.

Unter den Nullpunkt erkältet, stirbt der Muskel sehr bald, und es tritt eine rasche Starre ein; ebenso tödtet ihn die Wärme, indem sie rasch von aussen nach innen ihn eintrocknet. Von noch viel schnellerer Wirkung sind kaltes oder warmes Wasser. Im ersteren nimmt der Muskel nach wenigen Minuten eine weissliche Farbe an, und seine Dehnbarkeit hat beträchtlich abgenommen; bleibt er mehrere Stunden lang im Wasser liegen, so nimmt sie wiederum etwas zu, und zugleich wird die bleibende Dehnung bedeutender.

Einmaliges Eintauchen in Wasser von 70 bis 80° C. verursacht, dass der Muskel sich etwas zusammenzieht und dadurch runzelt. Nimmt man ihn nun aus dem Wasser heraus, so dehnt er sich allmälig wieder aus. Werden daher nun Dehnungsversuche vorgenommen, so findet man, dass die durch Gewichte bewirkte Verlängerung noch so bedeutend ist wie zuvor, dass hingegen die elastische Verkürzung sehr abgenommen hat. Hat man hingegen dem Muskel Zeit gegönnt, wieder seine vorige Form anzunehmen, so findet man nun die Verlängerung wie Verkürzung gleichmässig verringert. — Ich vermuthe, dass diese Erscheinung Pickford*) zu der Angabe Veranlassung gegeben hat, die durch kurzes Eintauchen eines Froschmuskels in Wasser von 65° R. oder durch mehrere Minuten langes Eintauchen in Wasser von 30° R. bewirkte Starre löse sich allmälig wieder. Das Phänomen hat vielmehr sehr wahrscheinlich darin seinen Grund, dass das Wasser während der kurzen Zeit des Eintauchens nur auf die äusserste Schicht des Muskels einwirken konnte, die dadurch sich zusammenzog; verbleibt nun der Muskel im Wasser, so dehnt die Wirkung auf die inneren Schichten allmälig sich aus; nimmt man ihn daher erst nach Verfluss einer längeren Zeit heraus, so ändert er seine Gestalt nicht mehr, nimmt man ihn aber heraus, so lange die Wirkung noch auf die äusserste Schicht beschränkt blieb, so streben die inneren Theile, welche durch die äusseren zusammengepresst wurden, vermöge ihrer Elasticität sich wieder auszudehnen, und es verschwindet dadurch das gerunzelte Ansehen. Davon, dass die Wirkung eines einmaligen Eintauchens eine auf die Oberfläche beschränkte bleibt, kann man sich durch den Augenschein überzeugen, indem man den Muskel durchschneidet; die inneren Theile sind dann zuweilen sogar noch zuckungsfähig. Uebrigens giebt Pickford an, dass die Zuckungsfähigkeit in der ersten Zeit verloren sei und später sich wieder einstelle; meine eigenen Beobachtungen widersprechen dem, die durch das Wasser nicht veränderten inneren Theile des Muskels reagiren die ganze Zeit über auf den elektrischen Strom**).

---

*) Zeitschrift für rationelle Medicin. Neue Folge. Bd. I, S. 110.

**) Mit der oben vorgetragenen Ansicht über die Natur der sogenannten Wärmestarre stimmt die Beobachtung von Professor Kussmaul, welche derselbe

Kochendes Wasser ballt den Muskel sogleich zu einem harten unförmlichen Klumpen zusammen.

Concentrirter Alkohol härtet schon in wenigen Sekunden den Muskel so, dass seine Dehnbarkeit ungefähr um das Vierfache abnimmt; von da an schreitet die Wirkung des Alkohols nur langsam vorwärts, indem die äusserste erhärtete Muskelrinde seinem ferneren Eindringen einen Widerstand entgegensetzt.

Verdünnte Mineralsäuren, ebenso verdünnte Essigsäure, machen die Muskelsubstanz hart und unausdehnbar, doch tritt diese Wirkung erst nach einigen Minuten hervor. Im concentrirten Zustande ist der Einfluss dieser Säuren ein verschiedener. Während der Muskel z. B. in Salpetersäure zu einer gelben, harten, später sich pulvernden Masse erstarrt, löst er in Schwefelsäure und Salzsäure allmälig zu einer schleimigen Flüssigkeit sich auf. Concentrirte Essigsäure giebt der Muskelsubstanz ein durchscheinendes Ansehen und erweicht dieselbe nach längerer Einwirkung.

Salzlösungen (Kochsalz, Glaubersalz, Salpeter) lassen das äussere Ansehen des Muskels ziemlich lange Zeit fast ungeändert, bewirken aber eine geringe Abnahme der Dehnbarkeit. Die Salpeterlösung erweicht ihn etwas nach längerer und concentrirterer Einwirkung und macht seine Elasticität unvollkommener.

Bemerkenswerth ist noch die Wirkung der Kalilauge. Sie macht, in welcher Concentration und in welcher Zeitdauer sie auch einwirken mag, stets die Elasticität des Muskels unvollkommener. Taucht man diesen nur momentan in eine verdünnte Kalilösung, so nimmt dadurch schon die Dehnbarkeit etwas zu, die elastische Verkürzung hingegen so ab, dass sie unter die frühere Grösse sinkt. Bei etwas längerer Einwirkung steigt zwar die letztere, zugleich nimmt aber die erstere beträchtlich zu. Zuletzt wird der Muskel in eine sehr dehnbare, aber ziemlich unelastische Substanz verwandelt.

§. 6.

Vom Muskeltode und seinen Ursachen.

Ueber die Erscheinungen, durch welche sich der Tod im Muskelgewebe charakterisirt, werden wir hier kaum noch etwas zu bemerken nöthig haben. Sie sind es ja, die uns von Anfang an unsere

---

mir mündlich mittheilte, überein, dass die scheinbare Wiederherstellung der Erregbarkeit viel rascher erfolgt, wenn der wärmestarre Muskel gewaltsam ausgedehnt wird. Hier unterstützt man offenbar durch die äussere Gewalt die sonst nur allmälig erfolgende Wirkung der inneren sich ausdehnenden Muskelschichten.

Untersuchungen erschwerten, aus dem Grunde, weil sich in alle unsere Beobachtungen die Einflüsse des fortschreitenden Todes einmischten, die, nie rastend, die mechanischen Eigenschaften des Gewebes von Minute zu Minute umänderten und uns nöthigten, mit unseren Untersuchungsmethoden geradezu dem lebenden Thiere uns zuzuwenden. Als wir hier das gewünschte Ziel erreicht hatten, bot sich uns aber mit einem Male zugleich die Gelegenheit dar, Schritt für Schritt alle die Einflüsse durchzuprüfen, unter deren Einwirkung der Muskel während seines Lebens steht. Wir haben daran noch die Untersuchungen des vorigen Paragraphen gereiht, weil uns einige davon im Folgenden vielleicht noch nützlich werden können. Jetzt aber, nach vorsichtiger Durchwanderung dieses ganzen Gebietes und nachdem wir uns hoffentlich mit dem gehörigen Rüstzeuge versehen haben, wird es uns gestattet sein, jenen Leichenphänomenen, die uns früher so störend in den Weg kamen, nochmals entgegenzutreten.

Wir haben im Anfange unserer Untersuchungen gesehen, dass die Elasticität des Muskelgewebes selbst bei dem so lange erregbaren Kaltblüter fast von dem Momente an, wo es dem Thiere entnommen ist, fortwährend steigt. Vor Allem war es also der Verlauf der sogenannten Todtenstarre, der unsere Resultate am todten Muskel beeinträchtigte. Man hätte hoffen sollen, dass mit dem vollständigen Eintritte der Starre auch die gewünschte Constanz der Ergebnisse sich einstellen werde, aber diese Hoffnung war vergeblich: vom Momente des Todes an ist der Muskel in mechanischer Beziehung ein nie ruhendes, stets sich umwandelndes Gebilde, die Todtenstarre ist also auch kein Zustand, sie ist ein Process oder ein Theil eines solchen, und die Zeit, welche vom Eintritte des Todes bis zum Beginne dieser Reihe von Veränderungen verfliesst, ist eine sehr kurze.

Bei warmblütigen Thieren ist die Verfolgung des Verlaufes der Starre deshalb misslich, weil, wenn man zum Zwecke der Untersuchung die Muskeln der kälteren Luft aussetzt, hierdurch die Starre sehr beschleunigt wird, bis der Muskel befestigt und zur Messung hergerichtet ist, ist dieselbe schon mächtig hereingebrochen. Man beobachtet, dass ein solcher Muskel in einer steten sehr merklichen Verkürzung begriffen ist, die mit abnehmender Geschwindigkeit erfolgt. Durch öftere Belastungen wird diese Verkürzung bedeutend befördert. — Der Unterschied, welchen man in der Elasticität des eben dem lebenden Thiere entnommenen Muskels und des auf der Höhe der Starre befindlichen antrifft, ist sehr bedeutend, die Elasticität erhöht sich nahezu um das Doppelte. So fand ich bei einem 50,5 Millimeter langen Muskel vom Kaninchen:

Unmittelbar nach dem Tode.		4 Stunden nach dem Tode.	
Belastung.	Verlängerung.	Belastung.	Verlängerung.
1	0,040	1	0,020
2	0,066	2	0,040
5	0,256	5	0,120.

In viel geringerem Maasse ausgeprägt ist, wie schon der blosse Augenschein und ebenso die genauere Untersuchung lehrt, die Todtenstarre an Froschmuskeln, sie beträgt hier höchstens $^1/_{10}$ der ursprünglichen Elasticitätsgrösse, sie verläuft überdies langsamer und erreicht erst später ihren Höhepunkt.

Folgende sind die in den angegebenen Zeitzwischenräumen durch ein Gewicht von 5 Grammen bewirkten Verlängerungen zweier Froschmuskeln, des ersten von 36,8, des zweiten von 32,9 Millimeter Länge. Der benutzte Muskel ist jedesmal der Adductor magnus im Verein mit dem Semimembranosus *).

I.		II.	
T	L.	T	L.
0	0,58	0	0,46
90′	0,58	120′	0,38
110′	0,56	1260′	0,29
257′	0,54	1410′	0,29
660′	0,48	2780′	0,28
1440′	0,49		

Ein ferneres Ergebniss, zu dem unsere früheren Untersuchungen uns schon geführt hatten, war, dass die Proportionalität der Verlängerungen mit den Gewichten beim todten Muskel weit unvollständiger oder auf engere Grenzen beschränkt wird. Es gelingt leicht mit Hülfe der jetzt gemachten Erfahrungen, sich von der Ursache dieser Eigenthümlichkeit Rechenschaft zu geben. Wir haben gesehen, dass die Todtenstarre kein plötzlich eintretender und dann stillstehender Zustand ist, sondern dass sie einen fortschreitenden Verlauf hat. Es gelingt uns also niemals, den Muskel in einem und demselben Zustande festzuhalten, sondern er ändert sich stets unter unseren Händen, selbst wenn es uns, wie beim lebenden Thiere, gelänge, die Veränderungen, welche der Versuch selbst mit sich bringt, auf ein Minimum zu reduciren. Diese durch den Versuch bedingten Veränderungen, die in einer durch die Belastungen bewirkten Elasticitätszunahme bestehen, sind, wie wir gesehen haben, auch beim lebenden Thiere vorhanden, beim todten Muskel sind sie aber viel beträchtlicher, aus dem Grunde,

*) Die Muskeln waren (wie bereits §. 1 für alle länger dauernden Versuche angegeben ist) in einer feuchten Röhre aus Filtrirpapier aufgehängt und hatten zu Ende des Versuches dem Augenscheine nach denselben Grad der Durchfeuchtung wie zu Anfang.

weil der Verlauf der Todtenstarre durch bedeutendere Gewichte sehr beschleunigt wird (s. oben S. 40). Dass die auch beim lebenden Muskel beobachtete Abnahme der Dehnbarkeit in Folge von Belastungen nicht gleichfalls herrühre von einem durch die Mangelhaftigkeit unserer Versuche bedingten Absterben, dass daher bei ihm die Gewichte nicht dadurch wirken, dass sie gleichfalls die Todtenstarre beschleunigen, ist ein Vorwurf, der dadurch beseitigt wird, dass in diesem Falle die Starre doch auch, wenngleich allmäliger, hätte bei der Untersuchung mit nur kleinen Gewichten hervortreten müssen, was nach den im §. 2 mitgetheilten Erfahrungen nur in Ausnahmefällen vorkam. Ueberdies ist diese Elasticitätszunahme in Folge von Belastungen keine Eigenthümlichkeit, welche bloss den Muskeln zukommt, sondern in höherem oder geringerem Grade zeigen sie alle Gewebe, wie uns dies gleichfalls schon bekannt ist (s. §. 1). In welchen Molekularveränderungen die durch Belastungen bewirkte Elasticitätszunahme begründet sei, ist uns freilich unbekannt; es scheint dieselbe übrigens aus zwei Theilen zu bestehen, deren einer ein bleibender, somit auch nach Wegnahme des Gewichtes noch merklich ist, und deren anderer nur während der Dauer der Einwirkung der Belastung stattfindet, mit ihrem Aufhören also gleichfalls verschwindet. Dies geht daraus hervor, dass, wenn man von grösseren wieder zu kleineren Belastungen zurückkehrt, die Dehnbarkeit durch diese nicht in dem Maasse abgenommen hat, als die bei der grösseren Belastung stattfindende Verlängerung erwarten liess.

Was die Vollkommenheit der Elasticität betrifft, so kann ich der von Ed. Weber*) ausgesprochenen, sehr verbreiteten Ansicht, wonach todtenstarre Muskeln eine weit weniger vollkommene Elasticität besitzen sollen, nach den mir vorliegenden Versuchen nicht beistimmen. Die Elasticität der Muskeln ist überhaupt nicht in so hohem Grade vollkommen, als man dies gewöhnlich zu glauben scheint, Froschmuskeln von den benutzten Dimensionen erfahren schon durch 5 bis 10 Gramme ganz merkliche bleibende Dehnungen, und diese sind auch bei todtenstarren Muskeln, verglichen mit der Grösse der Verlängerung, nicht bedeutender. Doch gilt dieses nur für die Zeit der werdenden Starre und nicht für die Zeit, in welcher dieselbe wieder in der Lösung begriffen ist.

Die Todtenstarre ist für die Muskelsubstanz das untrügliche Zeichen des eintretenden Todes. Es werden zwar Ausnahmefälle aufgeführt, in denen die Starre gänzlich gemangelt haben soll, wie bei der Asphyxie durch Kohlendunst, beim Tode durch Blitzschlag**),

*) A. a. O. S. 198.

**) Vergl. jedoch hierüber Jordan, Zeitschr. für ration. Medicin. 1846. Bd. IV,

bei zu Tode gehetzten Thieren u. s. w., aber alle diese Fälle sind sehr zweifelhafter Natur. Ohne an genaue messende Untersuchungen zu denken, hat man sich nicht nur mit dem blossen Augenscheine und dem dem Gefühle mehr oder minder deutlich sich kundgebenden Eindrucke der Steifigkeit der Glieder begnügt — Untersuchungsmittel, die bekanntlich sehr trüglich sind —, sondern man hat meistens nicht einmal den ganzen Verlauf der Todeserscheinungen verfolgt. Auf ein- oder mehrmalige Besichtigung und Betastung seinen Ausspruch gründend, bedachte man nicht, dass man hier zur Beobachtung der Starre entweder zu früh oder zu spät kommen konnte, denn dass diese in Bezug auf Intensität, Zeit des Eintrittes und Raschheit des Verlaufes sich je nach der Todesursache und je nach der Thierindividualität sehr verschieden verhält, ist eine wohl constatirte Thatsache.

Gegen einen so gewissenhaften Beobachter wie Stannius, welcher fand, dass in Blausäure gelegte Muskeln nicht todtenstarr wurden *), lässt sich nun allerdings der Verdacht nicht erheben, dass nicht oft und nicht lange genug der Muskel beobachtet worden sei, wohl aber konnten ihm, da er keine genaueren Untersuchungsmittel anwandte, geringere Grade der Starre entgehen, um so mehr als bei der geringgradigen Starre, deren Froschmuskeln fähig sind, überhaupt die Schätzung durch das Gefühl nicht leicht ist **). Dasselbe dürfte von den Beobachtungen Krause's ***) gelten, welcher fand, dass bei möglichst gebeugter Stellung der Glieder die Streckmuskeln, nicht aber die Beugemuskeln in Starre kamen, und der ebenso an ausgeschnittenen Muskeln, die er nur schwach belastete, keine Starre eintreten sah, während die Muskeln der nämlichen Thiere, sobald sie beträchtlicher gespannt wurden, in bedeutende Starre verfielen. Er glaubt daraus entnehmen zu dürfen, dass der Muskel dann nur erstarrt, wenn er in einer gewissen Spannung sich befindet. Ich konnte dies jedoch nicht bestätigen. Wenn ich einem eben getödteten Kaninchen einen Muskel ausschnitt und denselben vorsichtig, ohne ihn im geringsten zu spannen, horizontal auf eine Platte legte, so sah ich ihn schon nach wenigen Minuten in Starre verfallen, diese tritt nämlich, wie schon erwähnt, an ausgeschnittenen Muskeln warmblütiger Thiere, ohne Zweifel wegen der kälteren Temperatur der Umgebung, immer viel früher ein. Allerdings wird der Muskel noch rascher

*) Müller's Archiv 1852, S. 92.

**) Auch theilt Kussmaul schon in seiner Abhandlung über die Todtenstarre (Prager Vierteljahrsschrift 1856) Versuche mit, in denen Injection von Blausäure in die Blutgefässe sogar vom entgegengesetzten Erfolge war. Ich habe neuerdings Gelegenheit gehabt, sowohl mit Blausäure von 2,5% als mit mehreren anderen Substanzen von Herrn Prof. Kussmaul angestellten Injectionsversuchen beizuwohnen und mich dabei gleichfalls von der Richtigkeit dieser Thatsache zu überzeugen.

***) Krause, Dissertatio de rigore mortis etc. Dorpat 1853, p. 40 et 41.

starr, wenn man ihn mit einem Gewichte belastet; es ist dies aber nur eine Wiederholung unserer früheren Erfahrungen, wonach die Belastung ein wesentliches Beschleunigungsmittel der Todtenstarre ist. Es ist auf diese Weise leicht erklärlich, dass in einer Muskelgruppe, wie in den Beugern, vermöge ihrer Lagerung die Starre noch eine sehr geringe sein kann, während sie in einer anderen, mehr gespannten, den Streckern, bereits ihr Maximum erreicht hat, und diese letztere wird dann, da sie zugleich auch angespannt ist, natürlich um so härter sich anfühlen; dasselbe gilt von Krause's Versuchen an ausgeschnittenen Muskeln.

Wir können somit, nach Beseitigung dieser Einwürfe, die man gegen das constante Vorkommen der Todtenstarre vorgebracht hat, unbedenklich es als eine hinreichend sichere Thatsache betrachten, dass, so verschieden diese Erscheinung auch in Hinsicht ihrer Intensität und ihres Verlaufes sich verhalten mag, sie immerhin als ein sicheres Zeichen des Muskeltodes zu betrachten ist. Ein solches Zeichen ist uns aber von höchster Wichtigkeit, insofern als es möglich wird hierdurch, indem wir die verschiedenen Einflüsse mustern, denen normaler Weise der Muskel während seines Lebens ausgesetzt ist, die wesentlichen Lebensbedingungen desselben kennen zu lernen. Wir benutzen hier die Elasticitätszunahme lediglich als ein schätzbares Reagens des Todes. Das Material aber, aus dem wir unsere Schlüsse aufbauen, geben uns die Erfahrungen über den Einfluss des Nervensystemes und des Blutes auf den Muskel an die Hand. Diese Erfahrungen sind in einer Weise gewonnen worden, dass dabei jeder andere gleichfalls die Elasticität alterirende Einfluss möglichst vermieden war, wir können sie daher ohne Weiteres hier verwenden.

Es ergab sich, dass die Durchschneidung oder Exstirpation der Nerven, die Zerstörung der Centralorgane an und für sich auf den Muskel während seines Ruhezustandes ohne jeglichen Einfluss ist; der Tod kann somit auch nicht dadurch bedingt sein, dass der Muskel den Einflüssen des Nervensystemes entzogen wird. — Anders verhält es sich mit der Abschneidung der Blutzufuhr, sie veranlasst in sehr kurzer Zeit alle die Erscheinungen am Muskelgewebe, welche wir auch nach dem natürlichen Tode desselben beobachten, und es ist daher ein sehr naheliegender Schluss, dass der Muskeltod lediglich bedingt ist durch die Aufhebung der Blutzufuhr, der Ernährung. Ein ausgeschnittener Muskel würde also ins Unbegrenzte fortleben und zuckungsfähig bleiben, wenn er nur ernährt würde.

Es ist hier der Ort, noch zu erwähnen, dass auch die Zerstörung des Rückenmarkes häufig die Todeserscheinungen im Versuche herbeiführt, doch immer erst nach längerer Zeit, im Verlaufe mehrerer Stunden, wenn nämlich die Herzbewegungen allmälig aufgehört haben oder dem Aufhören nahe sind. Es ist also klar, dass die Zerstörung

des Rückenmarkes nur indirect, nur durch Aufhebung der Circulation zu tödten vermag.

Ich verkenne nicht, dass die hier ausgesprochenen Sätze wohl schon längst feste Ansichten vieler Physiologen sind. Ich habe nichtsdestoweniger geglaubt, diese Consequenzen hier noch aussprechen zu müssen, weil sie so unmittelbar aus unseren Untersuchungen sich ergeben und in ihnen ihren directen Beweis finden.

Nachdem uns in dem Aufhören des Blutzuflusses die Ursache des Muskeltodes und somit auch die entferntere Ursache der Form, in welcher er auftritt, der Todtenstarre, gegeben ist, wenden wir uns zu der Frage: welche sind die näheren Ursachen der letzteren?

Wir glauben die früheren Annahmen über diesen Gegenstand, Nysten's*) „dernier effort de la vie", Sommer's**) physikalische von der vitalen wesentlich verschiedene Contractilität, Treviranus'***) und Anderer Ansicht von einer Gerinnung des Blutes in den Capillaren hier füglich übergehen zu dürfen, diese Hypothesen werden wohl von Niemandem mehr getheilt. Am meisten Beifall fand in neuerer Zeit E. Brücke's****) Theorie der Todtenstarre, welche die Ursache derselben in der Gerinnung des in der Muskelflüssigkeit gelösten Faserstoffes suchte; sie schien das schwierige Problem auf die einfachste und befriedigendste Weise zu lösen. Doch musste diese Theorie bis jetzt noch hypothetisch bleiben, weil directe bestätigende Versuche sich unmöglich zeigten. Aus diesem Grunde verdienen einige Einwände, die man, auf Untersuchungen gestützt, gegen die Brücke'sche Hypothese vorbrachte, sehr unsere Berücksichtigung.

Man spritzte Lösungen solcher Stoffe, welche die Gerinnung des Blutfaserstoffes hindern, wie Kalilauge, Essigsäure, Salpeterwasser u. s. w. in die Arterien lebender oder eben getödteter Thiere ein, es ergab sich, dass solche Substanzen sogar den Eintritt der Todtenstarre beschleunigten, wie dies Gierlichs†), Bruch††), Kussmaul†††) übereinstimmend fanden. Wenn man hierdurch alsbald jene Theorie widerlegt glaubte, so übersah man, dass, auch wenn jene Substanzen sehr concentrirt injicirt werden, sie doch nur in grosser Verdünnung mit dem Muskelfleische in Berührung kommen; bis also die mit dem

*) Recherches de physiologie et de chimie pathologique. Paris 1811. p. 403.

**) Dissert. de signis mortem hominis absolutam ante putridinis accessum indicantibus. Hauniae 1833.

***) Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens. Bremen 1832. Bd. II, 2, S. 191.

****) Müller's Archiv 1842, S. 178.

†) De rigore mortis. Dissert. inaug. Bonn 1843.

††) Nonnulla de rigore mortis. Dissert. Heidelbergae 1845.

†††) A. a. O. Herr Prof. Kussmaul hat die Güte gehabt, mir mitzutheilen, dass er selbst durch erneute Untersuchungen, die er demnächst veröffentlichen wird, sich von der Unzulänglichkeit dieser Beweismittel überzeugt hat.

Blute vermischte Lösung durch die Wände der Capillaren in die Parenchymflüssigkeit gedrungen ist, um hier, schliesslich nochmals verdünnt, auf den Faserstoff chemisch zu wirken, wird diese Wirkung wohl sehr geschwächt sein, und es ist daher erklärlich, dass man von verdünnteren Lösungen gar keinen Effect mehr beobachtete. Nun wirken aber jene angewandten Substanzen auf alle Proteïnstoffe, und so auch auf den Faserstoff, je nach der Concentration sehr verschieden. Im Allgemeinen lösen sie dieselben im concentrirten Zustande auf, während sie in einem verdünnteren Zustande sie aus ihren Lösungen niederschlagen *); dies ist nach Lieberkühn sogar für die Kalilösung gültig **). Einige Belege zu diesen je nach den Concentrationen verschiedenen Wirkungen finden sich auch in den Untersuchungen des vorigen Paragraphen.

Durch die Resultate dieser Einspritzungen wird also die Brücke'sche Hypothese nicht im geringsten widerlegt. — Andere Gründe gegen dieselbe hat man auffallenderweise gerade in den analogen Versuchen, wie wir sie im §. 4 anstellten, finden wollen, in den Folgen nämlich, welche die Unterbindung der Gefässe auf die Muskeln ausübt. Ist der durch diese bedingte Zustand in der That völlig identisch mit der nach dem Tode eintretenden Starre, woran zu zweifeln kein Grund vorhanden ist, da er von ihm sich, so viel die Untersuchung lehren kann, in nichts unterscheidet, so ist hier nur eine Alternative möglich: entweder bedingt die Abschneidung der Blutzufuhr den wirklichen Tod des Muskels, oder aber die sogenannte Todtenstarre ist eine Erscheinung, welche auch verschiedene andere Zustände des Muskelgewebes begleitet, sie ist also für den Tod nicht charakteristisch, sondern gewissermaassen nur eine zufällige Begleiterin desselben. Der erste Schluss liegt so unendlich viel näher, dass wir gar kein Bedenken trugen, ihn alsbald auszusprechen, ohne dass wir eine besondere Rechtfertigung für nothwendig gehalten hätten. Auch der Umstand, dass beim Wiederzulassen des Blutes, wenn es nicht zu lange dem Muskel entzogen war, die Starre wieder verschwindet, konnte uns davon nicht abhalten, denn es ist nicht einzusehen, warum nicht auch der örtliche Tod des Muskels, sobald dieser unter Umstände gesetzt wird, die seine Ernährung und seine Function wieder möglich machen, nicht ebenfalls wieder weichen sollte, vorausgesetzt dass während der Zeit seines Todes seine Structur und Zusammensetzung nicht zu tief alterirt worden sind, um eine Ausgleichung wieder möglich zu machen. Der triftigste Beweis hierfür würde gerade in den schon erwähnten neueren Versuchen von Brown-Séquard liegen, wo er amputirte Glieder

*) Vergl. Lehmann, Lehrbuch der physiolog. Chemie. 2. Aufl. Bd. I, S. 306. — Nasse, Das Blut. Bonn 1836, S. 187.

**) Muller's Archiv 1848, S. 296.

nach längerer Zeit noch durch arterielles Blut wieder zum Leben erweckte; und es scheint hiernach, dass gerade während der Zeit des Verharrens der Todtenstarre eine solche Ausgleichung noch möglich bleibt, während sie mit dem Beginne der Fäulniss abgeschnitten ist. Verlängert man daher die Zeit der Starre auf künstlichem Wege (durch Chloroformeinspritzung), so verlängert man damit auch die Zeit der Restitutionsfähigkeit.

Nichtsdestoweniger hat gerade Brown-Séquard merkwürdiger Weise die andere Alternative gewählt. Er schliesst nämlich aus seinen früheren Versuchen, „que les muscles atteints de cette rigidité, qu'on trouve chez les cadavres, sont pas des muscles morts, et que, s'ils n'ont plus la vie en acte, ils ont encore la faculté de vivre.“ Wir werden diesen Satz nur mit der Veränderung annehmen, dass wir sagen: die todten Muskeln haben, so lange sie noch todtenstarr sind, auch noch die Fähigkeit wieder lebendig zu werden.

Stannius hält durch die Unterbindungsversuche die Brücke'sche Hypothese nicht für widerlegt, obgleich man dann dem Faserstoffe der Muskelflüssigkeit eine grössere Gerinnungsfähigheit zuschreiben müsse, als dem Faserstoffe des Blutes, da dieses bei ausgeprägter Starre oft noch im flüssigen Zustande in den Venen angetroffen wird. Nichtsdestoweniger ist Stannius selbst zu einer anderen Ansicht gekommen: da der der Blutzufuhr beraubte ebenso wie der todte Muskel, sobald er starr ist, nicht mehr zur Zuckung gebracht werden kann, so sind in ihm offenbar die letzten Nervenenden leistungsunfähig geworden. Es liesse sich nun denken, dass die Nerven wie während der Zusammenziehung, so auch im Ruhezustande einen Einfluss auf die mechanischen Eigenschaften der Muskeln ausübten, und die Starre bezeichnete demnach den natürlichen Zustand des von jedem Nerveneinflusse befreiten Muskels. Stannius wurde offenbar zu dieser Ansicht zum Theil veranlasst durch das Resultat Ed. Weber's, dass die Zusammenziehung die Elasticität der Muskeln vermindere, wonach es, sobald man eine continuirliche Thätigkeit auch während der Ruhe annahm, ein naheliegender Schluss war, „dass es eine wesentliche Aufgabe der Muskelnerven sei, die Elasticitätsgrösse der Muskeln herabzusetzen.“ Man sieht wohl, dass der auf den ersten Blick so paradox erscheinende Ausspruch von Stannius im Grunde sehr wohl überlegt war; und eine bedeutende Stütze schien derselbe in den schon erwähnten gleichzeitigen Versuchen mit der Blausäure zu finden. Diese soll nämlich die Leistungsfähigkeit des Nerven durch ihre Einwirkung nicht herabsetzen, dagegen, auf den Muskel selbst angewandt, diesen alsbald tödten, zugleich aber die Todtenstarre hindern. Es würde somit hieraus wahrscheinlich, dass das Absterben der Nerven vor dem Muskeltode eine Bedingung des Eintrittes derselben sei.

Wir haben schon oben geglaubt, gegen die letztere Beobachtung,

wenn damit das vollständige Fehlen der Starre behauptet sein soll, unsere bescheidenen Zweifel erheben zu müssen; aber selbst ihre Richtigkeit zugegeben, so wäre sie doch nur ein Wahrscheinlichkeitsgrund, kein directer Beweis; wohl aber lässt sich der directe Beweis führen, und wir haben ihn im §. 3 geführt, dass die Nerven ohne Einfluss auf die elastischen Eigenschaften des ruhenden Muskels sind, und dass ihre Zerstörung keine Todtenstarre herbeiführt. Wollte man aber den letzten Nervenenden hierin eine Selbständigkeit zugestehen, so erwiedern wir hierauf mit denselben Gründen, die auf den ähnlichen Einwand schon bei Gelegenheit der Tonushypothese beigebracht wurden und die, mutatis mutandis, vollständig hierher übertragbar sind. Ueberdies hat Kölliker durch seine schönen Untersuchungen über das Wooraragift neuerdings den Beweis geführt, dass man die Nerven im Muskel abtödten kann, ohne dass dieser seine Lebenseigenschaften einbüsst *).

Endlich sind von E. Krause zwei Gründe gegen die Gerinnungstheorie aufgeführt worden. Davon haben wir den einen, das angebliche Fehlen der Todtenstarre bei völlig ungespannten Muskeln, schon oben erörtert; der zweite ist streng genommen nur gegen einen einzelnen, von Brücke aufgestellten Satz gerichtet. Dieser Satz lautet: „Ziehen sich (nachdem der Act des Gerinnens beendigt ist) die geronnenen Muskeln zusammen, so werden die überwiegenden die entsprechenden Glieder um so viel bewegen, dass die in ihren Antagonisten dadurch hervorgebrachte Spannung ihr Uebergewicht compensirt."

Krause fand nun aber, diesem Satze und den Angaben von Sommer und Anderen widersprechend, dass die Muskeln niemals die Lage ändern, welche sie vor eingetretener Starre einnahmen. Ebenso fand er, dass Muskeln, die er dem lebenden Thiere entnahm und aufhing, während des Eintrittes der Starre ihre Länge nicht änderten **). Was das erstere betrifft, so tritt nach Kussmaul's Erfahrungen ***), mit denen die meinigen übereinstimmen, allerdings an den meisten Körpertheilen keine merkliche Lageveränderung ein, nicht aber an allen, wie z. B. an den Nackenmuskeln, an den Schliessmuskeln der Augenlider; dies sind aber Muskelgruppen, bei denen gerade ein bedeutendes Ueberwiegen über ihre Antagonisten stattfindet. Es wäre also immerhin möglich, dass auch an anderen Theilen eine dem blossen Augenscheine nicht mehr wahrnehmbare Bewegung stattfände, die nur sehr gering ist, weil die Wirkung durch entgegengesetzt ziehende Muskeln oder durch den Widerstand in den Gelenken nahezu compen-

*) Virchow's Archiv für pathologische Anatomie. Bd. X, 1. — S. Thl. II, §. 6.

**) A. a. O. S. 39.

***) A. a. O. S. 70.

sirt wird; wäre der letztere nicht, so könnte während der Ruhe oder im Tode niemals eine Muskelgruppe gespannter sein als die ihr entgegenwirkende, was doch erfahrungsgemäss nicht selten stattfindet.

Was die zweite Beobachtung Krause's betrifft, so kann ich dieselbe nach meinen Messungen keineswegs bestätigen; ich beobachtete vielmehr stets, wie schon erwähnt, von beginnender Todtenstarre an eine zuerst rascher, später allmäliger erfolgende Verkürzung, die an einem etwa 50 Mm. langen Muskel manchmal einige Mm. betrug, zuweilen aber, bei gering ausgeprägter Starre, innerhalb mehr mikroskopischer Grenzen lag. Es lässt sich übrigens sogar a priori sagen, dass eine Verkürzung des Muskels bei Eintritt der Todtenstarre stattfinden müsse. Sie ist nothwendig, selbst wenn gar keine weiteren Veränderungen im Muskel vorgehen, als dass seine Elasticität zunimmt. Der Muskel ist stets mindestens von seinem eigenen halben Gewichte belastet und dadurch um ein Gewisses ausgedehnt; nimmt nun in Folge der Elasticitätszunahme seine Dehnbarkeit entsprechend ab, so muss er nothwendig sich verkürzen, und die einfache Rechnung zeigt, dass diese Elasticitätszunahme vielleicht ausreichend ist, um die ganze beobachtete Verkürzung zu erklären. Die Dehnung, welche ein 1,54 Grm. schwerer und 36,8 Mm. langer Muskel vom Frosche durch 1 Grm. erfuhr, war vor Eintritt der Starre 0,10 Mm., nach Eintritt derselben 0,06 Mm. Im frischen Zustande erfuhr er demnach durch sein eigenes halbes Gewicht, = 0,77 Grm., eine Verlängerung von 0,077 Mm., im todten Zustande von 0,046 Mm.; 0,031 Mm. war also die Verkürzung, welche der Froschmuskel bloss in Folge seiner Elasticitätszunahme bei der Starre erfuhr. Erwägen wir nun, dass bei den Muskeln warmblütiger Thiere die Starre nicht nur viel intensiver, sondern dass auch das Gewicht und die Länge dieser Muskeln durchschnittlich viel grösser sind, so können wir uns eine Verkürzung selbst bis zu mehreren Millimetern aus der blossen Elasticitätszunahme erklären. Es ist nun die Frage: ist diese Elasticitätszunahme die Ursache der ganzen Verkürzung, oder bedingt sie nur einen Theil, und ist der andere Theil durch andere Ursachen veranlasst? Man sollte denken, dass diese Frage sich unschwer durch den Versuch müsste beantworten lassen. Nehmen wir einen Muskel, dessen Gewicht wir kennen, bestimmen wir seine Dehnbarkeit vor und nach eingetretener Starre und messen zugleich die Verkürzung, die er während dieser erfährt, so haben wir, wenn wir zugleich das Gewicht des Messungsapparates kennen, ja alle zur Rechnung nöthigen Data. Nichtsdestoweniger wäre diese ganz illusorisch, denn die elastische Nachwirkung, welche der Muskel erleidet und welcher er folgen würde, wenn nicht seine Elasticität fortwährend stiege, verringert seine Verkürzung, und die Nachwirkung ist jedenfalls nicht so unerheblich, dass sie bei einer Rechnung, wo es sich an und für

sich um so geringe Werthe handelt, vernachlässigt werden dürfte; ihre Grösse aber kennen wir nicht, und wenn wir sie kennten, so wäre uns damit wenig gedient, denn aus dem, was wir im §. 1 über die Art, wie zwei Nachwirkungen in einander greifen, erfahren haben, würde hier ein algebraisches Summiren beider Bewegungen nicht ausreichen.

Diese Ueberlegung hat uns somit nur zu dem Resultate geführt, dass möglicher Weise die ganze stattfindende Verkürzung todtenstarrer Muskeln aus der blossen Elasticitätszunahme erklärt werden kann, und wir werden demnach uns umzusehen haben, ob andere Gründe hiergegen sprechen oder nicht. Dies wird aber nur möglich sein, wenn wir über den der Starre zum Grunde liegenden Vorgang uns eine bestimmte Ansicht gebildet haben.

Wir haben gesehen, dass durch alle Gründe und vermeintlichen Beweise, die man gegen die Brücke'sche Erklärung der Todtenstarre beigebracht hat, diese nichts weniger als umgestossen, ja nicht einmal erschüttert worden ist. Die am meisten gegen sie sprechende Thatsache war offenbar, dass, wie Jordan, Stannius u. A. fanden, bei ausgeprägter Todtenstarre das Blut in den Gefässen unter Umständen ungeronnen angetroffen wird, aber auch sie verlor ihren Werth, sobald man nur annahm, dass der Faserstoff der Muskelflüssigkeit entweder unter Umständen sich befinde, die eine Gerinnung mehr begünstigen, oder von vornherein eine grössere Gerinnungsfähigkeit besitze. Ein die Gerinnung begünstigender Umstand kann nun aber sehr wohl die Spannung sein, unter der die Muskeln sich meistens befinden, und durch die auf jedes sie tränkende Flüssigkeitstheilchen ein Druck ausgeübt wird; die Begünstigung chemischer Niederschläge durch solche mechanischen Umstände ist bekanntlich durchaus nicht ohne Analogie, namentlich ist es sehr denkbar, dass bei einer Substanz, die eben im Begriffe steht in festes Gewebe überzugehen — wie wir sie offenbar hier vor uns haben —, der leiseste Anstoss genügt, um eine Aenderung des Aggregatzustandes herbeizuführen. Es stimmt damit die Erfahrung, die wir machten, überein, dass Belastungen den Eintritt der Todtenstarre beschleunigen. Auf der anderen Seite hindert aber auch nichts anzunehmen, dass, wenn Faserstoff in der Muskelflüssigkeit vorkommt, dieser andere Eigenschaften zeigt als der im Blute gelöste; ja es ist dies sogar sehr wahrscheinlich, denn die Untersuchung hat bekanntlich gelehrt, dass der Name Faserstoff möglicher Weise sehr verschiedenartige Körper unter sich begreift, die nichts Gemeinsames haben, als dass sie Proteïnkörper sind und spontan zu gerinnen pflegen. — Man hat sich, wie mir scheint, bei der Beurtheilung der Brücke'schen Theorie viel zu sehr an den Wortlaut derselben gehalten. Ob Blutfaserstoff als solcher in der Muskelflüssigkeit vorkommt, ist nicht zu beweisen, für den Kern der Theorie

aber auch durchaus gleichgültig. Dass aber irgend ein gerinnungsfähiger Stoff sich in ihr befindet, wird gerade durch das Phänomen der Todtenstarre im höchsten Grade wahrscheinlich. Denn, will man nicht zu Hypothesen, die nach den jetzt vorliegenden Thatsachen entweder als falsch oder als abenteuerlich bezeichnet werden müssten, seine Zuflucht nehmen, so kann man den Grund der Todtenstarre nur in einem in dem Muskel vor sich gehenden chemischen Processe finden. Die Zeit aber, in der die Starre von ihrem Beginne bis zu ihrer Akme verläuft, ist eine viel zu kurze, als dass das Gewebe irgend eine tief greifende chemische Metamorphose erleiden oder merklich austrocknen könnte*); wir haben es also offenbar mit einem Processe zu thun, bei dem die chemischen Atome der Substanz, welche er trifft, nicht oder wenig berührt werden. Solche Processe, die bloss in den Cohäsions- und Elasticitätsverhältnissen sich zu erkennen geben, sind aber nur Aenderungen des Aggregatzustandes oder, was damit identisch ist, Niederschläge gelöster Stoffe. — Das Wesen der Todtenstarre kann daher nur darin gesucht werden, dass im Muskel vorhandene flüssige Theile in den festen Aggregatzustand übergehen, dass also im Muskel Niederschläge, Gerinnungen entstehen.

Wenn wir die Todtenstarre auf einen Gerinnungsvorgang beziehen und darnach eine unverkennbare Analogie herstellen mit der Gerinnung des Blutes nach dem Tode, so ist es immerhin nicht räthlich, aus dieser Analogie allzuweit gehende Consequenzen zu ziehen. Der gerinnende Stoff der Muskeln gerinnt in einer Flüssigkeit, die man sich in capillaren Räumen enthalten denken muss, welche unseren optischen Hülfsmitteln gar nicht mehr zugänglich sind**), der Blutfaserstoff gerinnt in einer Flüssigkeit, die im Vergleich hierzu als unbegrenzt betrachtet werden kann; dies wird auch wesentliche Unterschiede mit sich bringen. Wenn dort in jedem capillaren Raume ein kleines Coagulum sich gebildet hat, und wenn dieses Coagulum sich nun auch ähnlich wie das im freien Blute gebildete Gerinsel zu-

*) Krause's Hypothese, dass die Todtenstarre durch die Eintrocknung der Muskeln bedingt sei, ist gewiss nicht haltbar, denn so rasch und plötzlich wie unter Umständen die Todtenstarre auftritt, kann die Eintrocknung sich nicht geltend machen. Ueberdies ist dann nicht einzusehen, warum nicht alle Gewebe die Starre zeigen sollten. Krause stützt übrigens seine Ansicht auf einige Wassergehaltsbestimmungen (a. a. O. S. 57); die geringe Eintrocknung, die er während der Starre beobachtete, ist, wie mir scheint, noch nicht genügend, eine so bedeutende Elasticitätszunahme zu erklären; dass der Muskel nach der Lösung der Starre wieder mehr Wasser enthält, erklärt sich daraus, dass die Muskelsubstanz von beginnender Fäulniss an hygroskopisch zu werden beginnt.

**) Sie ist also in den Gewebslücken dritter Ordnung (s. Einleitung) enthalten und daher so innig an das Gewebe gebunden, dass sie sich wahrscheinlich durch Auspressen gar nicht erhalten lässt.

sammenzieht, so ist damit doch noch nicht gesagt, dass auch der ganze Muskel sich zusammenzieht; wohl aber wird er durch den in seine feinsten Poren gesetzten Niederschlag härter und unausdehnbarer werden müssen, und die Elasticitätszunahme wird ihn, um so mehr je mehr er gespannt ist, veranlassen sich zu verkürzen. Es scheint demnach, dass vorerst noch keine Gründe vorhanden sind, welche die Annahme einer Zusammenziehung der Muskeln während der Starre aus einer anderen Ursache als der Elasticitätszunahme nothwendig machen.

Anhang.

Ueber den Mechanismus der Fäulniss, mit besonderer Rücksicht auf die Fäulniss der Muskeln.

Anhangsweise habe ich hier noch diejenigen Elasticitätsveränderungen zu erwähnen, welche der Muskel während seiner Fäulniss erleidet, und in denen er von allen anderen Geweben sich nicht wesentlich unterscheidet.

Zuvor sei es mir vergönnt in der Kürze das Hauptsächlichste der morphologischen Veränderungen, welche die Fäulniss hervorbringt, aufzuführen. So treffliche Untersuchungen wir Seitens der Chemiker über die Producte der Fäulniss besitzen, so wenig ist diesem Gegenstande von den Morphologen bisher Aufmerksamkeit geschenkt worden*).

Die Temperatur, in der man die Gewebe aufbewahrt, ist von dem bedeutendsten Einfluss nicht nur auf die Raschheit des Verlaufes der Fäulniss, sondern, wie es scheint, auch auf die chemischen Producte derselben. — Muskeln, die bei einer mittleren Temperatur von 0° zwei Monate lang im Feuchten aufbewahrt wurden, hatten noch ein ziemlich normales Ansehen, sie waren nur etwas blasser als im frischen Zustande, sehr feucht, aber noch vollkommen cohärent; von niederen Thier- und Pflanzenorganismen waren sie fast völlig verschont geblieben. — Muskeln hingegen, die bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (12 bis 14° C.) gleichfalls in einem mit Wasserdampf gesättigten Raume aufbewahrt wurden, hatten schon in kürzerer Zeit ihr Ausschen viel bedeutender verändert; sie wurden, je weiter die Fäulniss fortschritt, immer hygroskopischer, bedeckten sich, trotzdem

*) Das einzige mir Bekannte, was nur entfernt hier einschlägt, sind Czermak's Untersuchungen an zwei ägyptischen Mumien, Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1852. Bd. IX, S. 427. — Rücksichtlich der chemischen Veränderungen faulender Proteïnkörper vergleiche man namentlich die schönen Untersuchungen von Bopp, Annal. der Chemie und Pharmacie, Bd. 69, ferner Guckelberger, ebend. Bd. 64 und Hinterberger, ebend. Bd. 70.

sie unter einer Glasglocke beständig abgesperrt waren, mit einer weissen, aus Pilzen bestehenden Rinde; das Volum dieser Muskeln nahm immer mehr ab, sie wurden immer incohärenter und zerflossen zuletzt vollständig. Während die in der Kälte aufbewahrten Muskeln einen intensiv fäkalen Geruch verbreiteten, überwog bei den in der Wärme befindlichen der Geruch nach flüchtigen Fettsäuren, namentlich Buttersäure.

Die mikroskopischen Veränderungen solcher in feuchten Räumen faulenden Muskeln sind folgende: die einzelnen Primitivbündel nehmen bedeutend an Volum zu, ihr Inhalt zerfällt in eine zuerst körnige, dann staubige Masse. Am längsten erhält sich das Sarkolemma, die Art, wie es zu Grunde geht, lässt sich jedoch nicht näher verfolgen: Schicht für Schicht von der Oberfläche nach der Tiefe zu wird der Primitivbündelinhalt frei, um jene weisse, rahmähnliche, von einer zahllosen Masse von Pilzen untermengte Schichte zu bilden, die den ganzen Muskel umgiebt. In dieser Weise schreitet die Zerstörung von aussen nach innen vor, bis endlich der ganze Muskel völlig zerflossen ist.

Auffallend bei diesem Vorgange ist die Volumzunahme der einzelnen Elementartheile, der Primitivbündel, während doch das Volum des Ganzen mehr und mehr schwindet. Es wird hieraus offenbar, dass bei dem Fäulnissprocesse sich in morphologischer Hinsicht drei Momente unterscheiden lassen: erstens der Zerfall in getrennte Moleküle, zweitens die Wasseranziehung und dadurch bedingte Aufschwellung der Elementartheile und drittens der durch die Bildung flüchtiger Fäulnissproducte ermöglichte Untergang.

Die Lösung der Todtenstarre scheint noch allmäliger zu geschehen als ihr Eintritt; aber es ist durchaus nicht möglich, sie von dem übrigen Verlaufe der Fäulniss abzugrenzen, sie selbst gehört zur Fäulniss, der in den Gewebslücken des Muskels geronnene Stoff zerfällt gleichzeitig mit der übrigen Muskelsubstanz. — Der Beginn der Fäulniss kündet der mechanischen Untersuchung dadurch sich an, dass die Dehnbarkeit etwas zunimmt, merklich wird dies gewöhnlich erst am vierten Tage nach dem Tode. Die elastische Verkürzung ist beträchtlich kleiner als die Verlängerung, die Elasticität ist, nach dem gewöhnlichen Ausdrucke, unvollkommener geworden. Belastet man ein zweites Mal, so erhält man eine geringere Verlängerung, und die Verkürzung ist im Vergleiche zu dieser eine grössere, u. s. w. Fährt man so mit abwechselnden Belastungen fort, so bringt man es zuletzt so weit, dass die Verkürzung der Verlängerung gleich wird, man hat also die vollkommene Elasticität künstlich wiederhergestellt, und man hat zugleich dem sehr weichen, lockeren und durchfeuchteten Gewebe auffallender Weise eine sehr grosse Elasticität verliehen, die Dehnung ist zuletzt eine sehr geringe geworden

und hebt sich bei der Entlastung wieder vollständig. So geht es zunehmend fort bis zu dem Schlusse der Fäulniss, bis das Gewebe ein zerfliessender Brei geworden ist, der natürlich zu keinem Versuche mehr verwendet werden kann. Je morscher das Gewebe geworden ist, um so länger dauert es, bis durch successive bleibende Dehnungen die Grenze erreicht wird, wo die Verlängerung sich vollständig wieder hebt, und um so kleiner ist die letztere*).

Ich führe folgendes Beispiel an, in dem die durch eine Belastung von 5 Grm. bewirkte Verlängerung zum Vergleich gewählt wurde. — Der einem eben getödteten Kaninchen entnommene Muskel verlängerte sich um 0,25, es hob sich bei der Entlastung die Dehnung nahezu vollständig wieder. Nach eingetretener Starre war die Dehnung 0,12 und der Muskel gleichfalls vollkommen elastisch. Am sechsten Tage hatte der Muskel wieder eine Dehnbarkeit von 0,24 erreicht, die aber bei folgenden Belastungen bis auf 0,08 sank, wo die vollkommene Elasticität sich hergestellt hatte. Die erste Dehnung war nun an den folgenden Tagen nur noch 0,12, wo sie sich annähernd bis zu Ende erhielt; die Grenze, bei der Verlängerung und Verkürzung sich gleich wurden, sank immer mehr, sie war endlich am zwölften Tage nach dem Tode auf 0,02 gesunken. — Man sieht, die letzte Grenze, nach der es hier hinzielt, ist die, dass die Elasticität vollkommen Null und jede Formänderung eine bleibende wird. Der so rasche Verlauf der Fäulniss erklärt sich natürlich daraus, dass der Muskel isolirt war und in einer feuchten Atmosphäre von 12 bis 14° aufbewahrt wurde.

Legen wir uns die Frage vor, welche molekulären Veränderungen wir nach den mitgetheilten Erfahrungen bei dem Processe der feuchten Fäulniss von seinen ersten Spuren an bis zum gänzlichen Zerfalle des Gewebes annehmen müssen, so wird uns die erste Grundlage hierzu schon durch den Ausgangspunkt und den Endpunkt des ganzen Vorganges gegeben. Wir gehen aus von einem festen, cohärenten Körper und enden bei einem Aggregate aus kleinsten Theilen, die nur durch die verbindende Flüssigkeit noch lose zusammengehalten werden. Bei allen Zwischenstufen der Fäulniss haben wir ein Mittelding zwischen Aggregat und Körper vor uns: ein Theil ist bereits zerfallen, ein anderer hat noch seine Cohäsion bewahrt. Wir können uns demnach einen faulenden Körper vorstellen als eine Masse aggregirter Moleküle, die noch von dem in ihren Zwischenräumen sich befindenden Gerüste eines Körpers von vollkommener Elasticität zusammengehalten werden. Mit fortschreitender Fäulniss verschwindet die Masse des letzteren mehr und mehr, die erstere

*) Eine grosse Analogie haben diese Erscheinungen mit denjenigen, welche man durch die Einwirkung der Kalilauge hervorruft. S. §. 5.

nimmt zu, bis schliesslich der verfaulte Körper ein blosses Aggregat geworden ist. Die mechanische Untersuchung giebt uns somit scharf die Grenze an, wo die Fäulniss anfängt und wo sie aufhört. Sobald jede Formänderung vollständig eine bleibende wird, ist der Process der Fäulniss in mechanischer Hinsicht, wenn auch nicht in chemischer, beendet, denn der Körper als solcher existirt nicht mehr.

Der Vorgang bleibt derselbe, ob der Körper ein homogener ist, oder ob er aus verschiedenen Gewebselementen besteht. Im ersteren Falle sind immer einzelne Theile ihrer Lage nach länger zum Widerstande geeignet; im letzteren Falle kommt dazu meist noch den einzelnen Elementen an und für sich ein verschiedenes Widerstandsvermögen zu, und in dieser Hinsicht ist die mikroskopische Untersuchung unentbehrlich; so verfällt beim Muskel sichtlich die Primitivbündelhülle und das vereinigende Bindegewebe später der Fäulniss als der Primitivbündelinhalt.

Die mechanischen Veränderungen, welche die Fäulniss herbeiführt, lassen sich nicht anders denken, als bedingt durch eine Distanzänderung der kleinsten Theile gegen einander. Die elastische Kraft ist eine Function des Abstandes eines Moleküls vom anderen, deren näheres Gesetz unbekannt ist, von der man aber weiss, dass sie sehr rasch abnimmt und verschwindend klein wird, sobald jener Abstand eine merkliche Grösse erreicht hat. Es lässt sich nun nicht verkennen, dass bei der Fäulniss diejenige Molekularänderung der Körper stattfindet, wobei der Molekularabstand jenen Grenzwerth überschreitet, innerhalb dessen die elastischen Kräfte noch wirksam sind. — Um ein einfaches mathematisches Bild zu gebrauchen, denken wir uns die Art, wie die elastische Kraft mit dem Molekularabstande sich ändert, vorgestellt durch die Function

$$e^{-nr},$$

wo e und n Constanten sind und r den Molekularabstand bedeutet. r kann sich ändern entweder durch die Einwirkung äusserer Kräfte auf den Körper oder durch Structurveränderungen, die in diesem selbst begründet liegen, und eine solche ist die Fäulniss. So lange r sehr klein im Verhältnisse zu n ist, bleibt diese Function annähernd die gleiche, sie nimmt aber sehr rasch ab, sobald r eine merkliche Grösse erreicht hat.

Diese Betrachtungen über den Mechanismus der Fäulniss, welche wir lediglich auf unsere Versuche gegründet haben, finden ihre Bestätigung in dem, was uns früher die mikroskopische Untersuchung faulender Gewebe gelehrt hat: wir beobachteten, während das Volum des Ganzen immer mehr hinschwand, eine bedeutende Volumzunahme der einzelnen Elementartheile, indem diese in eine Masse gleichartiger, nur lose zusammenhängender Moleküle zerfielen. Der eine Satz:

der Körper wird zum Aggregate, drückt somit ziemlich vollständig das aus, was in physikalischer Beziehung über den Fäulnissprocess sich aussagen lässt.

§. 7.

Von der Cohäsion der Muskeln.

Der Muskel ist während seines Ruhezustandes nicht anders als wie jeder andere Körper einer mechanischen Leistung fähig, nur insofern nämlich, als er das Vermögen hat, Massen zu tragen. Dieses in den Eigenschaften aller festen Körper begründete Vermögen wird aber für den Muskel dadurch besonders wichtig, dass er ein bewegungsfähiges Organ ist und dadurch die Massen, die er während seiner Ruhe tragen soll, während seiner Bewegung aufzunehmen vermag. Er hat also, verschieden von jedem anderen Körper, die Fähigkeit, sich selbst zu belasten.

Die Tragkraft eines Körpers wird durch das Gewicht gemessen, welches er zu tragen vermag, ohne dass er, indem seine Molekularanordnung zerstört wird, zerreisst; die Cohäsion ist also die Grenze und als solche das Maass der Tragkraft eines Körpers. — Ein vollkommen homogener Körper müsste, wenn diese Grenze erreicht ist, in einen Staub von Atomen zerfallen, das gleiche Gewicht müsste dann an jeder Stelle im selben Momente seiner Wirkung den Zusammenhang der kleinsten Theile lösen. Da aber solche absolut homogene Körper in der Natur nicht vorkommen und vollends bei organischen Geweben von einer solchen Gleichartigkeit nicht die Rede sein kann, so beschränkt sich die Trennung des Zusammenhanges stets auf eine einzige Stelle. Man pflegt darum der Angabe des Cohäsionsgewichtes noch die Bestimmung der Rissstelle hinzuzufügen; dies würde auch für die Muskeln von Interesse sein, da die Rissstelle für einen und denselben Muskel, nach einigen Versuchen, die ich an Froschmuskeln anstellte, eine ganz constante ist; doch existiren hierüber noch keine vergleichenden Untersuchungen an den Muskeln des Menschen oder eines höheren Thieres, die hier allein von Werth wären.

Die Grösse der Cohäsion menschlicher Muskeln hat Wertheim*) an Leichen verschiedenen Alters bestimmt; in Ermangelung der Ge-

*) Annal. de chim. et de phys., 3me série, Tom. XXI, 1847, p. 385. — Frühere Untersuchungen über diesen Gegenstand liegen vor von Musschenbroek, Clifton Wintringham und Hales, sowie von Valentin.

legenheit zu eigenen Untersuchungen hierüber folge ich diesem Beobachter.

Es wurde zu den Bestimmungen jedesmal der Musc. sartorius, der Vergleichbarkeit und seiner günstigen Dimensionen halber, gewählt. Folgende ist die Cohäsion dieses Muskels, auf 1 Quadratmillimeter Querschnitt berechnet, bei drei männlichen Individuen:

Alter in Jahren.	Cohäsion in Kilogr.
1	0,07
30	0,026
74	0,017

Es geht hieraus deutlich hervor, dass die Cohäsion mit steigendem Alter beträchtlich abnimmt.

Wertheim hat weiter gefunden, dass die Cohäsion der Muskeln eines frisch geschlachteten Hundes grösser war, als die Cohäsion solcher Muskeln, die er drei bis vier Tage nach dem Tode untersuchte. — Aus diesem Resultate, welches auch Valentin*) erhielt, darf wohl noch nicht auf eine Cohäsionsverminderung während der Todtenstarre und in Folge derselben geschlossen werden; eine solche ist nicht nur unwahrscheinlich, sondern es widersprechen dem auch andere Versuche von Busch**), in denen im Gegentheile vermehrte Cohäsion während der Starre gefunden wurde. Es scheint also, dass man jene Ergebnisse an Muskeln erhielt, in denen schon die Fäulniss begonnen hatte, und dass während dieser die Cohäsion sich vermindert, lehrt allerdings schon der blosse Augenschein.

*) Lehrbuch der Physiologie. Bd. II, S. 113.

**) Experimenta quaedam de morte. Dissert. Halae 1819.

Zweiter Theil.

Vom Bewegungszustande der Muskeln.

§. 1.

Vorbemerkungen.

Als wir in der Einleitung zu diesen Untersuchungen den zu nehmenden Gang, so weit dies, bloss gestützt auf eine oberflächliche Betrachtung, ohne nähere Kenntniss der zu begegnenden Thatsachen möglich war, im Allgemeinen uns vorzeichneten, setzten wir dem Ruhezustande des Muskelgewebes einen Bewegungszustand entgegen, und der letztere war uns, um ihn auf den ersten Anblick sogleich von dem ersteren zu scheiden, hinreichend dadurch charakterisirt, dass während der Dauer desselben im Muskel Kräfte thätig sind, die ihn in der Richtung der Länge seiner Fasern zu verkürzen streben.

Wir hatten diesen Bewegungszustand unabhängig von jeder in der Wirklichkeit stattfindenden Formänderung angenommen, weil die einfachste Ueberlegung sagen musste, dass die verkürzenden Kräfte auch dann noch wirksam sein können, wenn äussere Widerstände jede Formänderung verhindern. Wir können hinzufügen, dass diese Betrachtungsweise eine mächtige Stütze in den Resultaten der elektrischen Untersuchung des Muskels gewinnt. Die negative Stromesschwankung, welche der elektrische Ausdruck der Muskelzusammenziehung ist, tritt unausbleiblich ein, wenn der Muskel, so lange er noch nicht abgestorben ist, auf solche Weise erregt wird, dass er in eine dauernde Contraction gerathen kann, und sie tritt selbst dann ein, wenn er mit Gewalt verhindert wird, sich zusammenzuziehen *).

Anderseits könnten jedoch gerade die Ergebnisse der elektrischen Untersuchung dagegen auffordern, die Bewegung als einen Zustand und nicht vielmehr als einen Vorgang von vorübergehender Dauer aufzufassen. Bekanntlich beruht die Stromabnahme beim Tetanus nicht etwa auf einer Erniedrigung der absoluten Höhen sämmtlicher Ordinaten der Curve der Stromstärke, sondern auf rasch nach einander

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen etc. Bd. II, 1, S. 65.

folgenden Schwankungen desselben im negativen Sinne; ferner wird es durch das Verhalten des Muskels gegen den elektrischen Strom im höchsten Grade wahrscheinlich, dass jede, auch die auf nicht-elektrischem Wege erhaltene, scheinbar dauernde Zusammenziehung nur aus einer dicht sich folgenden Reihe von Einzelcontractionen besteht, während deren der Muskel nicht Zeit hat, sich um eine merkliche Grösse zu verlängern. Diese Thatsachen beweisen unwiderleglich, dass beim contrahirten Muskel niemals die Rede sein kann von einem dauernden Zustande, sondern dass derselbe der Sitz einer Masse mit Blitzesschnelle auf einander folgender Molekularbewegungen ist, die sich nie auch nur für einen Moment fixiren lassen. Trotzdem, und mit vollkommener Anerkennung der Bedeutung, welche dem Gesetze der discontinuirlichen Nervenerregung in physiologischer Hinsicht zukommt, werden wir für unsere Zwecke nicht nur berechtigt sein, dem Ruhezustande einen Bewegungszustand gegenüberzusetzen, sondern es würde uns ohne eine solche Voraussetzung selbst jedes weitere Fortschreiten hier unmöglich werden. Die mechanische Untersuchung wird vorerst um die Molekularstürme, die etwa im Inneren des Muskels vor sich gehen, sich nicht weiter kümmern, sie wird nur deren Resultanten zu messen haben. Diese sind allein der Messung zugänglich, und sie sind für jeden Grad der Verkürzung, wenn die äusseren Kräfte constant bleiben, die gleichen; für den mechanischen Effect ist es gleichgültig, ob die Verkürzung auf einem dauernden Vorgange beruht oder auf einer Masse von Vorgängen, deren Wirkungen sich summiren. Jeder Verkürzungsgrad, von Null bis zum möglichen Maximum, ist uns somit ein neuer Zustand des Gleichgewichtes, in welchem ausser den die Form des ruhenden Muskels bestimmenden Kräften noch die die Zusammenziehung bewirkenden Muskelkräfte in Betracht kommen, und es wird nicht nur erlaubt, sondern selbst unumgänglich nothwendig sein, den Muskel in einer beliebigen dieser Gleichgewichtslagen fixirt zu denken, um die mechanischen Eigenschaften, die ihm in derselben zukommen, wo möglich festzustellen.

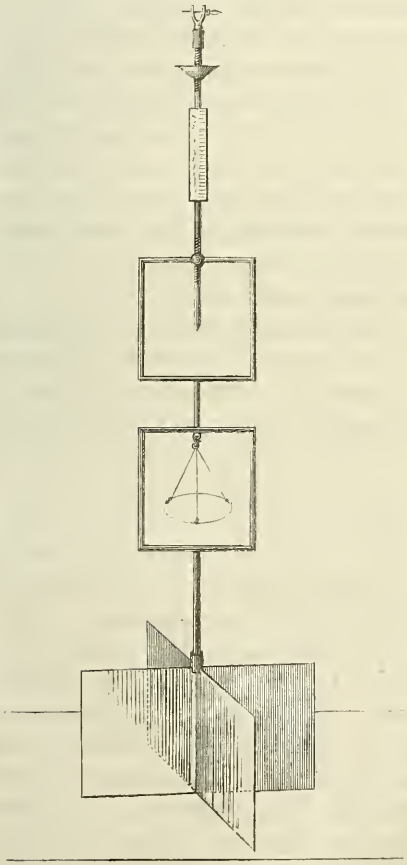
Das bei weitem geeignetste und unentbehrliche Hülfsmittel, um den Muskel in den der Zusammenziehung fähigen Zustand zu versetzen, ist die Erregung auf elektrischem Wege, sei es, dass man sich der constanten Kette zur Hervorrufung einer einzelnen Zuckung oder des discontinuirlichen Stromes zum Zwecke einer dauernden, tetanischen Zusammenziehung bedienen will. Für die letztere ist in den folgenden Untersuchungen überall, wo es sich darum handelte, eine möglichst lang dauernde Zusammenziehung von möglichst gleich bleibender Grösse zu erhalten, der Neef'sche Magnetelektromotor in der den Physiologen bekannten, von du Bois-Reymond angegebenen Form angewandt worden. In einzelnen Fällen, wo der Zweck war, kurz dauernde, rasch auf einander folgende Schläge von gleicher

Richtung hervorzubringen, wurde statt der gewöhnlich angewandten inducirten Ströme der zweiten Rolle der in der primären Rolle erzeugte Endgegenstrom abgeleitet.

Zur Erregung von Zuckungen oder dauernden Zusammenziehungen musste für die folgenden Zwecke der Strom nach Belieben sowohl durch eine Strecke des Nerven als auch durch den Muskel selbst geleitet werden können. Das letztere ist im Allgemeinen, wo nicht die Umstände oder besondere Zwecke ersteres verlangen, vorzuziehen. In diesem Falle konnte aber die Messungsvorrichtung, Fig. 3, die uns bisher gedient hat, nicht mehr benutzt werden. Ich liess mir daher zu diesem Zwecke eine andere Vorrichtung verfertigen, welche in Fig. 4 abgebildet ist.

Es besteht dieselbe aus einem 1 Millimeter dicken Stahlstabe von 8 Centimeter Länge, der unten in eine feine Spitze und oben in eine Schraube endigt, in die eine kleine hinreichend starke Stahlklemme, welche an dem unteren knöchernen Insertionspunkte des Muskels befestigt wird, eingeschraubt werden kann. Die in Millimeter getheilte Scala (eine feinere Eintheilung, wie sie die Scala der früheren Vorrichtung hatte, ist überflüssig, da der Mikrometer des Mikroskopes weiter abtheilt) ist mit einer Feder an dem Stabe befestigt, so dass sie nach jeder Richtung verschiebbar ist und herausgenommen werden kann. Ueber der Scala befindet sich ein kleines Messingschälchen, um herabträufelndes Blut, Serum und dergleichen von derselben abzuhalten. — Der zweite Theil des Apparates besteht aus zwei 55 Millimeter langen und 37 Millimeter breiten Messingrahmen, die durch ein kurzes Verticalstück verbunden sind, und von denen der unterste wieder in einen verticalen Messingstab endet, an dessen unterem Ende zwei auf einander senkrechte Furchen sich befinden, in welche Glimmerflügel eingekittet werden; diese sind ziemlich breit

Fig. 4.



und hoch (90 Millimeter breit und 44 Millimeter hoch), damit die Scala, auch wenn der Muskel sich heftig zusammenzieht, nicht schwankt und dadurch aus dem Sehfelde des Mikroskopes kommt. In dem oberen Rahmen kann mittelst einer Schraube der Stahlstab höher oder tiefer gestellt werden, im unteren hängt eine kleine Wagschale. Die übrigen Theile des früheren Apparates, die zur Befestigung des Frosches und Aufstellung des Mikroskopes dienen, bleiben ungeändert.

Will man den elektrischen Strom durch den Muskel leiten, so schraubt man den einen Polardraht in den Spiess, mit dem das obere Muskelende befestigt ist. Eine an einem Stative verstellbare Glasplatte mit darauf festgekittetem Quecksilbernäpfchen wird in den Raum des oberen Rahmens gebracht. Damit jederzeit bequem die Kette geöffnet und geschlossen werden kann, steht dies noch mit einem zweiten Quecksilbernäpfchen in Verbindung. Um den Muskel zu tetanisiren oder längere Zeit einem constanten Strome auszusetzen, wird das untere Ende des Stahlstabes hinreichend weit in das Quecksilber getaucht, damit der Muskel bei seiner Zusammenziehung es nicht herausziehen kann. Um den Effect einer einzelnen Zuckung für sich beobachten zu können, dient das von Helmholtz*) angegebene einfache und sinnreiche Hülfsmittel. Es ist zu diesem Zwecke die Stahlspitze amalgamirt, so dass, wenn man sie langsam ein wenig aus dem Quecksilber erhebt, ein kleiner Quecksilberkegel an ihr haften bleibt, der dann bei der Zuckung entzweireisst; verlängert sich nun der Muskel wieder, so erreicht er das Quecksilber nicht mehr.

Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, dass unsere Vorrichtung auch in den Fällen, wo wir bisher die frühere benutzten, diese vollständig ersetzen kann, so dass mit diesem sehr einfachen Hülfsmittel der grösste Theil der beschriebenen und der noch zu beschreibenden Versuche sich ausführen lässt.

§. 2.

Von den elastischen Eigenschaften der Muskeln während ihres Bewegungszustandes.

Eduard Weber hat durch seine Untersuchungen über Muskelbewegung das Gebiet, das wir jetzt betreten, zuerst einigermaassen aufgehellt. Durch die Anwendung der Saxton'schen Maschine gelang es ihm, den Muskel in bestimmten Verkürzungsgraden zu fixiren und dadurch die Untersuchung wesentlich zu erleichtern. — Die Dehnungsversuche, mittelst deren Weber die Elasticität ruhender Muskeln bestimmte, waren für diese Zwecke nicht mehr anwendbar, sie mussten

*) Müller's Archiv 1850, S. 276.

dadurch ersetzt werden, dass man die Höhen, zu welchen der Muskel verschiedene Gewichte erhob, mit einander verglich. Aber ein Umstand, der noch ferner sich störend hier einmischte und der beim ruhenden Muskel natürlich nicht in Betracht kam, war die Ermüdung. Um ihren Einfluss möglichst zu eliminiren, verglich daher Weber die Versuche nicht in der Reihe, wie sie auf einander folgten, sondern z. B. das Mittel aus einem ersten und dritten Versuche bei gleicher Belastung mit einem zweiten, in welchem der Muskel ein anderes Gewicht trug, u. s. w. Auf diese Weise wurden die Erhebungshöhen des Musc. hyoglossus vom Frosche während der verschiedenen Ermüdungsgrade desselben bestimmt *); die Vergleichung der Verkürzungen einerseits und der durch die Gewichte bewirkten Verlängerungen des ruhenden Muskels anderseits ergab, dass die Elasticität des Muskels während seiner Thätigkeit bedeutend abnahm.

Dieses Hauptresultat ist von Weber auch noch auf anderem Wege erlangt worden: er versetzte einen Muskel in rotirende Schwingungen und bestimmte die Schwingungsdauer, es ergab sich eine Zunahme der letzteren, was auf eine Abnahme der Elasticität schliessen lässt **).

E. Harless kam zu demselben Ergebnisse durch Bestimmung der Töne contrahirter Muskeln. Er spannte den Musc. rectus abdominis vom Frosche über einen Windkasten aus, von welchem aus er vermittelst eines Gebläses angesprochen wurde: die Tonhöhe des tetanisirten Muskels war immer tiefer, selbst bei sehr beträchtlichen Belastungen, welche die Muskelcontraction eben noch zu bewältigen im Stande war ***).

In Hinsicht des Gesetzes, nach dem die Verlängerungen des tetanisirten Muskels erfolgen, ergiebt sich aus den von Weber mitgetheilten Zahlen Folgendes: Bei höchster Leistungsfähigkeit sind die Ergebnisse so schwankend und zuweilen auffallend, dass sich aus ihnen nichts mit Sicherheit entnehmen lässt (vergl. a. a. O. S. 79 bis 81, die erste Horizontalreihe der Tabellen); dann kommt eine Stufe, wo die Dehnbarkeit bei steigender Belastung zunimmt, mit allmälig wachsender Ermüdung endlich nimmt dieselbe im Gegentheile bei steigender Belastung ab, die Curve wird also ähnlich der des ruhenden Muskels. Ich führe folgendes Beispiel an, welches aus der vollständigsten Versuchsreihe (Muskel *C*, S. 80, Nr. 3 und 48) genommen ist; ich nehme dabei als Ausgangspunkt die Länge des tetanisirten Muskels bei der geringsten angewandten Belastung, sie war 14,5 Millimeter, die Länge während der Ruhe 41,6 Millimeter.

---

*) Art. Muskelbewegung, S. 74 bis 78.

**) Ebendaselbst S. 115.

***) Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV, S. 597.

Belastung in Grm.	Verlängerung in Mm. des leistungsfähigen Muskels.	des ermüdeten Muskels.	des ruhenden Muskels *).
5	0,65	9,80	0,7
10	1,50	13,20	1,6
15	2,65	15,35	2,5
20	4,10	15,55	3,5
25	6,75	15,95	4,3.

Dieses Resultat stimmt nicht ganz überein mit den Versuchen, welche schon früher Schwann zur Bestimmung der Muskelkraft bei verschiedener Belastung anstellte, und welche in Müller's Physiologie **) mitgetheilt sind.

Schwann wählte zu seinen Versuchen den Muskel des lebenden Thieres (Gastrocnemius), dessen Sehne er an dem einen Arme einer Wage befestigte, während der andere Arm die Wagschale mit der Belastung trug; der Einfluss der Ermüdung wurde theils dadurch vermieden, dass ein Stäbchen, welches auf- und abgeschraubt werden konnte, so gegen den ersten Arm der Wage drückte, dass der Muskel diesen nur noch um ein Minimum bewegte, während der grössten Dauer des Versuches also unbelastet war, theils dadurch, dass dem Muskel eine Erholungspause gegönnt oder der Versuch in umgekehrter Reihenfolge wiederholt wurde; Erregungsmittel war ein einfaches Plattenpaar. Schwann fand auf diese Weise beim ermüdeten Muskel die Verlängerung, wie Müller berichtet, nahezu proportional dem aufgelegten Gewichte, doch zeigen die Versuchszahlen, dass bei bedeutenderen Belastungen die Verlängerungen sich etwas verringerten (so z. B. ergab sich im Versuche I. für je 60 Gran Belastungszunahme 3,0 — 2,6 — 2,1 Längenzunahme). Dies war aber in viel bedeutenderem Maasse der Fall, sobald der Muskel ermüdet war, so verhielt sich in Schwann's fünftem Versuche die Längenzunahme zwischen 0 und 100 Gran zu der zwischen 100 und 200 Gran wie 4,1 : 2,4.

Gegen sehr viele der mitgetheilten Untersuchungen und selbst gegen die für die Elasticitätsabnahme beigebrachten Beweise, so übereinstimmend die Zeugnisse hierüber lauten, lassen sich immerhin einige nicht unerhebliche Einwände machen.

Was zunächst die Dehnungsversuche betrifft, so kann, nachdem

*) Ich habe mir erlaubt, die Zahlen dieser letzten Columne geradezu aus der Tabelle (bei Weber S. 75) zu entnehmen, ohne dabei, wie Weber S. 112 thut, auch die Längen des unthätigen Muskels auf gleiche Ermüdungsgrade zu reduciren, da ich den Grund des letzteren Verfahrens nicht einsehe. Man wird zugleich bemerken, dass diese Zahlen mit dem für die Dehnbarkeit des unthätigen Muskels behaupteten Gesetze nicht übereinstimmen, ein Ergebniss, zu dem man noch öfter bei Durchrechnung der Weber'schen Tabellen gelangt.

**) Bd. II, S. 59 bis 61.

wir die elastische Nachwirkung als den Muskeln in hohem Grade zukommend kennen gelernt haben, mit Recht gefragt werden, ob es erlaubt sei, die momentanen Dehnungen, die ein Muskel durch Gewichte erfährt, geradezu mit dem Unterschiede der bei denselben Gewichten möglichen Erhebungshöhen zu vergleichen. — Es ist kein Grund vorhanden anzunehmen, dass dem tetanisirten Muskel keine elastische Nachwirkung zukomme. Denken wir uns die Ermüdung vollständig weg, so würde der Muskel wahrscheinlich ein Gewicht nur bis zu der Höhe erheben, bis zu welcher er sich, wenn man ihn im verkürzten Zustande belastete, mit Einschluss der Nachwirkung, also erst nach einer längeren Zeit ausdehnen würde, er würde sich höchstens bis zu seiner Gleichgewichtslage, keinesfalls aber wohl über dieselbe hinaus erheben. Wenn wir demnach die momentanen Dehnungen des ruhenden und die Unterschiede der Erhebungshöhen des thätigen Muskels mit einander vergleichen, so ist dieser Vergleich zwischen zwei mit einander nicht vergleichbaren Grössen angestellt; dort haben wir die erste, hier die letzte Ordinate der ganzen Dehnungscurve, und es ist klar, dass die letztere, auch wenn die Elasticität ganz ungeändert bliebe, grösser ausfallen müsste. Nehmen wir in der That an, es seien die Verlängerungen des thätigen und des unthätigen Muskels durch ein und dasselbe Gewicht gleich, so ist, wenn wir die Verlängerung durch ein kleineres Gewicht l_1, durch ein grösseres l_2, die Nachwirkung im ersten Falle δl_1, im zweiten δl_2 nennen, offenbar $(l_2 + \delta l_2) - (l_1 + \delta l_1)$ um $\delta l_2 - \delta l_1$, d. h. um die Differenz der Nachwirkungen, grösser als $l_2 - l_1$.

Es ist somit klar, dass Dehnungsversuche, wenigstens für sich allein angewandt, noch keinen sicheren Schluss zulassen, ob die Elasticität abnehme oder nicht, bevor ermittelt ist, in welcher Weise die elastische Nachwirkung dabei berücksichtigt werden muss. — Die Methode der Schwingungen ist von einem solchen Vorwurfe allerdings frei, sie hat aber von Weber, wie es scheint, keine genauere Berücksichtigung gefunden.

Auch die sinnreiche Methode, die Weber anwandte, um den Einfluss der Ermüdung zu eliminiren, lässt einige Einwände zu. Sie beruht nämlich auf der Voraussetzung, dass die Zunahme der Ermüdung proportional sei der verflossenen Zeit, eine Voraussetzung, deren Richtigkeit noch sehr in Frage steht; ausserdem ist sehr zu berücksichtigen, dass, wie es nicht nur von vornherein wahrscheinlich ist, sondern wie auch die Erfahrung lehrt, der Muskel unter dem Einflusse bedeutenderer Belastungen viel rascher ermüdet, und dass er, nachdem er entlastet ist, allmälig sich wieder erholt. Wir haben also hier eine ganze Menge in einander greifender, zum Theil sich wieder compensirender Einflüsse, denen man auf die Weise, wie es Weber versucht hat, wohl schwerlich ganz aus dem Wege gehen dürfte, und man

muss zugestehen, dass in der Art, wie Schwann früher seine Untersuchungen anstellte, vielleicht weit eher noch eine Garantie zu ihrer Vermeidung gegeben war.

Wären die Einflüsse der Ermüdung durch das Weber'sche Verfahren auch so weit compensirt worden, dass im Allgemeinen die Frage, ob und wie die Elasticität im zusammengezogenen Zustande sich verändere, beantwortet werden könnte, so könnten doch keinesfalls die Versuche benutzt werden, um daraus einen Schluss zu ziehen auf das Gesetz, nach welchem die Formänderungen des verkürzten Muskels erfolgen; den hinreichenden Beweis hierfür liefern uns Weber's Tabellen. Wenn z. B. die Reduction auf gleiche Ermüdung ergiebt, dass ein Muskel 5 Grm. auf 27,1, 10 Grm. auf 27,0, 15 Grm. auf 27,0 Millimeter (a. a. O. S. 80), also drei sehr verschiedene Gewichte auf die gleiche Höhe erhebt, so ist dies schon sehr auffallend; wenn sich aber gar findet, dass z. B. im möglichst unermüdeten Zustande folgende die beobachteten Verkürzungen eines Muskels sind:

Belastung.	Verkürzung.
10 Grm.	26,9 Mm.
5 „	25,7 „
10 „	25,0 „

(Ebendaselbst S. 74, Muskel *B*), so kann man nicht, wie dies Weber thut, hieraus schliessen, dass ein Muskel, der 5 Gramme 25,7 Millimeter hoch hebt, im selben Ermüdungsgrade 10 Gramme $\frac{26{,}9 + 25{,}0}{2} = 25{,}95$ Millimeter, das grössere Gewicht demnach höher als das kleinere, heben würde (siehe ebendaselbst S. 70), sondern dieser Widerspruch, der in ähnlicher Weise mehrmals sich wiederholt, kann nur beweisen, dass die Voraussetzungen, von denen man ausging, unrichtige waren, und dass man keineswegs gleiche Ermüdungsgrade verglichen hat, und Niemand ist uns Bürge dafür, dass nicht auch in anderen Fällen, in welchen so auffallende Widersprüche nicht alsbald das Resultat als ein unmögliches erscheinen lassen, neben der Wirkung der Belastung noch die unerwünschte und unbekannte Wirkung der Ermüdung gemessen worden sei.

Die von E. Harless angewandte Untersuchung der Tonhöhe lässt sich bei organischen Geweben ohne Zweifel ebenso wie bei anderen Körpern zur Elasticitätsbestimmung verwenden, und die Einführung dieses neuen Untersuchungsmittels ist ein erfreulicher Fortschritt; trotzdem ist es gerade bei contrahirten Muskeln vorerst noch schwierig, hierauf ein Resultat zu bauen, da die Zunahme des Durchmessers schwingender Saiten, also auch die bei der Verkürzung des Muskels stattfindende Umfangszunahme, schon an und für sich eine Abnahme der Schwingungszahlen veranlasst; allerdings wirkt die

Verkürzung selbst in entgegengesetzter Richtung, es lässt sich jedoch bei der Art, wie der Versuch angestellt wurde, nicht sicher voraussehen, in wie weit der eine Einfluss den anderen überwiegt; ob aber der Ton auch dann noch tiefer wird, wenn der Muskel so belastet ist, dass er seine Form nicht mehr ändern kann, darüber findet sich bei Harless keine sichere Angabe.

Man wird nach dem Vorausgegangenen den Ausspruch gerechtfertigt finden, dass, mit Ausnahme der von Weber gelegentlich angewandten Schwingungsmethode, über deren Ausführung er aber zu wenig mittheilt, als dass darüber ein Urtheil erlaubt wäre, keine einzige der bis jetzt zur Bestimmung der Elasticität tetanisirter Muskeln angewandten Untersuchungsmethoden sicher beweisend ist und einen unbezweifelbaren Schluss sowohl auf die Art der Elasticitätsänderung, als auch auf das Gesetz, nach dem die Formänderungen des zusammengezogenen Muskels erfolgen, erlaubt.

Eine Beobachtung, die Weber jedoch an einem anderen Orte gemacht und die er selbst mit seinen Elasticitätsuntersuchungen gar nicht in Zusammenhang gebracht hat, wäre, falls sie sich bestätigen sollte, im Stande, ein sicheres Resultat am unmittelbarsten zu liefern. — Weber findet nämlich bei Gelegenheit der Untersuchung des Einflusses der Ermüdung auf den Nutzeffect (S. 96), dass, wenn man ermüdete Muskeln mit minder ermüdeten vergleicht, die ersteren kleinere Gewichte verhältnissmässig weit höher heben als grössere. „Es ändern sich bei der Ermüdung die Längen, um welche der Muskel bei verschiedenen Widerständen sich verkürzt, auch wenn die Grössen dieser Widerstände dieselben bleiben, in sehr verschiedenem Maasse, nämlich bei grösserem Widerstande mehr als bei geringerem Widerstande, woraus folgt, dass die Kraft, mit welcher die Contraction geschieht, sich ändern, nämlich kleiner werden muss. Man übersieht in vorstehender Reihe (die a. a. O. nachzusehen ist) sehr leicht, dass, wenn das Verhältniss der Verkürzungen bei den höheren Belastungen zur Verkürzung bei 5 Grm. Belastung weiter so fortwächst, die ersteren gleich Null und selbst negativ werden müssen, oder dass es dahin kommen muss, dass der Muskel, der sich bei 5 Grm. verkürzt, bei höherer Belastung sich nicht allein während des Actes seiner Thätigkeit nicht mehr verkürzt, sondern sogar verlängert. Es ist eine äusserst interessante Thatsache, dass wirklich eine solche Verlängerung statt der Verkürzung während der Thätigkeit des belasteten Muskels eintritt, wenn man unter günstigen Verhältnissen die Beobachtungsreihe weiter fortsetzt.“ — Der Satz, von dem diese ganze, etwas unklare Deduction ausgeht, ist offenbar der allbekannte, dass Muskeln unter dem Einflusse bedeutender Gewichte rascher ermüden, als wenn sie nur wenig belastet sind. Diese Thatsache an und für sich würde aber noch keineswegs zu dem Schlusse berechtigen, dass der Muskel

sobald er das Gewicht nicht mehr heben kann, statt sich zu verkürzen, im Augenblicke, wo er tetanisirt wird, sich verlängern müsste. Die von Weber beobachteten Verlängerungen, die übrigens nicht unmittelbar auf die Verkürzungen folgten, sondern erst „bei noch weiterer Fortsetzung der Versuche" stattfanden, betrugen 0,2 bis 0,5 Millimeter.

Das zuletzt erwähnte Ergebniss würde jedoch, wie ich schon bemerkt habe, den einfachsten und unmittelbarsten Beweis dafür abgeben, dass die Molekularänderungen, welche beim Acte der Zusammenziehung im Muskel vorgehen, mit einer Elasticitätsabnahme verbunden sind. Ich versuchte daher den Gegenstand zunächst von dieser Seite aus einer Vorprüfung zu unterwerfen.

1. Methode der Ueberlastung.

Wenn die Dehnbarkeit eines tetanisirten Muskels, der verhindert ist sich zusammenzuziehen, zunimmt, so wird derselbe plötzlich sich verlängern müssen, und die Grösse, um die ihn das belastende Gewicht ausdehnen kann, hängt ab von dieser seiner Elasticitätsänderung. — Es war natürlich nicht nothwendig, zu diesen Versuchen, wie Weber gethan, ermüdete Muskeln anzuwenden; es schien mir im Gegentheil zweckmässig, möglichst kräftige Muskeln zu nehmen und durch ein hinreichend grosses Gewicht ihre Zusammenziehung zu verhindern. Denn es war zu vermuthen, dass, sowie an kräftigen Muskeln die anderen Molekularvorgänge, die mit der Zuckung im Zusammenhange stehen, deutlicher hervortreten, dies auch mit der Elasticitätsänderung sein werde.

Ich nahm daher den frischen Adductor magnus oder Gastrocnemius vom Frosche mit herauspräparirtem Nerven, fixirte seinen oberen Insertionspunkt, hing an ihn die in Fig. 1 gezeichnete Vorrichtung und belastete mit 500 bis 800 Grammen. Der Nerv konnte mittelst einer Schliessung in Quecksilber jederzeit in den Kreis der inducirten Rolle gebracht werden, ohne dass während dessen die mikroskopische Beobachtung unterbrochen wurde. — Der Versuch gestaltet sich jedoch nicht so einfach, als dies auf den ersten Anblick scheinen sollte. Durch das bedeutende Gewicht, das an ihm hängt, ist nämlich der Muskel in einer sehr beträchtlichen Nachwirkung begriffen; man kann nicht abwarten, bis die letztere unmerklich geworden ist, da unterdessen der Muskel vielleicht seine Leistungsfähigkeit einbüssen würde, was bekanntlich ziemlich rasch durch so bedeutende Gewichte geschieht; es kann sich daher nur darum handeln, zu bestimmen, ob der Verlauf der Nachwirkung während des Tetanus irgend eine Veränderung, eine Beschleunigung oder eine Verlangsamung, erfährt. Man muss ferner die Gewichte, mit denen man den Muskel überlastet, sehr gross wählen, denn man überzeugt sich leicht, dass derselbe noch bei sehr be-

trächtlichen Belastungen sich um eine Grösse verkürzen kann, die dem blossen Auge nicht mehr, wohl aber der mikroskopischen Messung sichtbar ist; so hob selbst ein nicht sehr kräftiger Adductor magnus noch 500 Gramme um $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}$ Millimeter. — Eine letzte Vorsichtsmaassregel endlich ist die, dass man sich nach Beendigung des Versuches davon überzeugt, ob der Muskel noch zuckungsfähig ist, da, wie sich von selbst versteht, nur in diesem Falle die Resultate einen Werth haben können.

Hat man in der angegebenen Weise den Muskel so sehr belastet, dass er bei Schliessung des Stromes sich nicht um ein Minimum mehr verkürzen kann, so beobachtet man beim Hereinbrechen des Tetanus nicht die Spur einer von demselben herrührenden Verlängerung, die nun statt der Verkürzung erwarteter Maassen sich einstellen sollte; die elastische Nachwirkung fährt ungestört in ihrem Verlaufe fort, ohne irgend eine Beschleunigung zu erfahren, wie oft man auch schliessen und öffnen, und wie stark man die Inductionsströme wählen mag. Entlastet man, so verkürzt sich der Muskel, im Falle der Versuch nicht zu lange gedauert hat, wieder vollkommen kräftig.

Noch muss ich erwähnen, dass man leicht in die Irre geführt werden kann, wenn man nicht im Momente der Schliessung des Stromes durch das Mikroskop beobachtet. Hat man nämlich die Belastung so gewählt, dass der Muskel etwa noch um mikroskopische Längen, um $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}$ Millimeter, sich verkürzen kann, so sieht man, wenn man unmittelbar nach der Schliessung beobachtet, den Muskel in einer Verlängerung begriffen, die weit rascher erfolgt, als die Nachwirkung Diese Verlängerung ist aber nichts anderes, als die unter so bedeutenden Gewichten nach einer Zusammenziehung sehr schnell verlaufende Ermüdung, sie geht, sowie der Muskel seine frühere Länge erreicht hat, wieder in den gewöhnlichen langsamen Verlauf der Nachwirkung über.

Es sind demnach meine Versuche mit den von Weber angestellten im Widerspruche; ich kann vorerst nicht angeben, worauf dies beruhen mag, will jedoch hier schon darauf aufmerksam machen, dass Weber jenes Resultat an Muskeln erhielt, die sich zuvor unter dem Einflusse des Tetanus öfters verkürzt hatten, und dass es überdies keineswegs ein constantes gewesen zu sein scheint, indem er angiebt, man erhalte dasselbe nur, „wenn man unter günstigen Verhältnissen weiter beobachtet."

2. Methode der Torsionsschwingungen.

Es schien mir wünschenswerth, das auf diese Weise erhaltene Resultat auch noch auf anderem Wege zu prüfen, und in dieser Absicht wandte ich mich zur Methode der Torsionsschwingungen

Wenn man einen Körper in rotirende Schwingungen um seine Längsaxe versetzt und aus der Zahl der Schwingungen, die er in einer gegebenen Zeit macht, die Schwingungsdauer berechnet, so lässt sich aus der letzteren leicht der Elasticitätscoëfficient bestimmen. Ist t die Schwingungsdauer, l die Länge, q der Querschnitt des Körpers, μ ein constanter Coëfficient und E der Elasticitätscoëfficient, wie er durch die Dehnungsversuche gefunden würde, so ist nach den Pendelgesetzen

$$t = \frac{\mu}{q}\sqrt{\frac{l}{E.p}},$$

für den Fall, dass die Schwingungsbogen so klein sind, dass die Schwingungen isochronisch erfolgen. — Wollen wir demnach die Elasticität des ruhenden und des tetanisirten Muskels vergleichen, so wird eine solche Vergleichung am leichtesten werden, wenn l, q und p sich gleich bleiben; dies ist aber nur möglich, wenn wir p so gross wählen, dass der Muskel sich nicht mehr verkürzen, also l und q sich nicht ändern kann. Nennen wir E den Elasticitätscoëfficienten des ruhenden und E' den des tetanisirten Muskels, so verhält sich dann einfach

$$E : E' = t'^2 : t^2,$$

d. h. die Elasticitäten verhalten sich umgekehrt wie die Quadrate der Schwingungszeiten, und, im Falle man E zuvor durch Dehnungsversuche bestimmt hat, so lässt sich hieraus E' berechnen, es ist

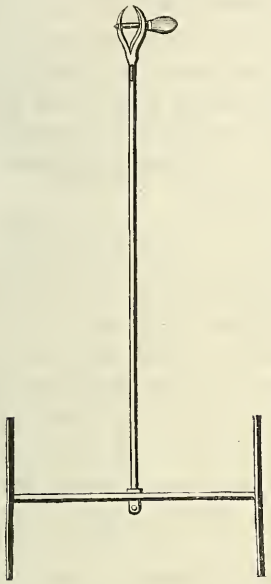
$$E' = \frac{t^2}{t'^2} \cdot E,$$

man hat also, um den Elasticitätscoëfficienten des tetanisirten Muskels zu erhalten, den des ruhenden nur mit dem Quotienten $\frac{t^2}{t'^2}$ zu multipliciren.

Der Versuch wurde in folgender Weise ausgeführt. — Der obere Insertionspunkt des Muskels wurde wieder durch einen festzuschraubenden Stahlspiess fixirt, an den unteren Insertionspunkt kam die in Fig. 5 abgebildete Vorrichtung. Sie besteht aus einem verticalen Stahlstabe von 14 Centimeter Höhe, in den oben eine starke Stahlklemme eingeschraubt werden kann. Diese Stahlklemme musste besonders stark sein, weil der Versuchsplan bedeutende Belastungen mit sich brachte. Um den Knochen, an den sie befestigt wird, möglichst zu fixiren, sind ihre beiden Ränder schwach gezähnt und die diese gegen einander drückende Schraube ist vorn mit einer Spitze versehen; das Knochenstück (z. B. beim Adductor magnus das Stück Tibia) wird ziemlich lang gelassen, so dass die Schraube mit ihrer Spitze zugleich dasselbe durchbohrt und dieses also an zwei Punkten sehr fest fixirt ist und ohne jede Verrückung Gewichte zu tragen vermöchte, welche die Cohäsionsgrenze des Muskels weit übersteі-

gen. Am unteren Ende des Stahlstabes befindet sich ein wagerechtes Eisenstäbchen von prismatischer Form und von 55 Mm. Länge; dasselbe trägt in seiner Mitte eine Oese zur Aufhängung einer Wagschale, welche die Gewichte aufnimmt, an jedem seiner Enden ist ein in Messingblech gefasster Spiegel von 40 Mm. Höhe und 70 Mm. Breite angelöthet. Die Messung der Schwingungsdauer geschieht nun nach dem Principe der bekannten, von Gauss erfundenen Methode *). In einiger Entfernung wird ein Fernrohr senkrecht auf die Ebene des einen Spiegels (der zweite dient nur um diesen zu äquilibriren) aufgestellt, am Stative desselben eine horizontale Scala befestigt und, nachdem der Muskel in Schwingungen versetzt ist, nach dem Pendelschlage einer Uhr gezählt, wie oft in einer gemessenen Zeit in dem Spiegel ein bestimmter Theilstrich der Scala den Verticalfaden des Fadenkreuzes im Fernrohre passirt. Dieser Theilstrich ist, zur Vermeidung eines jeden Fehlers in der Zählung der Schwingungen, so zu wählen, dass die Elongationen nach beiden Seiten möglichst von gleicher Grösse sind. — Es wurden auf diese Weise abwechselnd Schwingungsversuche angestellt, während der Muskel in Ruhe war und während er vom Nerven aus tetanisirt wurde. Da die Leistungsfähigkeit der Muskeln unter dem Einflusse so bedeutender Gewichte rasch abnimmt, so durfte ein Schwingungsversuch nicht länger als 40 bis 50 Secunden fortgesetzt werden, und es war nöthig, nach Beendigung des Versuches sich davon zu überzeugen, ob der Muskel noch fähig war sich zu verkürzen. Es war ausserdem sowohl wegen dieses Umstandes als auch deshalb, weil sehr grosse Gewichte die Elasticität bald nicht unerheblich erhöhen, nothwendig, die Belastungen nicht allzu bedeutend zu wählen, sondern wo möglich gerade die Grenze zu treffen, bei der eine Zusammenziehung nicht mehr möglich wurde. Auf mikroskopische Verkürzungsgrössen, wie sie vorhin erwähnt wurden, brauchte dabei natürlich keine Rücksicht mehr genommen zu werden, da die Aenderungen in den Dimensionen des Muskels, die sie veranlassten, auf die Schwingungsdauer von verschwin-

Fig. 5.



*) S. Weber in den Resultaten aus den Beobachtungen des magnetischen Vereins, herausgeg. von Gauss und Weber, 1836, S. 18. Göttingen 1837.

dendem Einflusse sein mussten, und es war vollkommen genügend, Länge und Querschnitt als ungeändert zu betrachten, wenn das blosse Auge keine Aenderung mehr unterscheiden konnte. Beim Adductor magnus war hierzu selbst bei den stärksten Erregungsgraden eine Belastung zwischen 200 und 300 Grm. und, sobald er etwas ermüdet war, eine viel geringere ausreichend; beim Gastrocnemius war zu Anfange der Versuche, um nicht zu allzu bedeutenden Gewichten greifen zu müssen, nöthig, die Inductionsströme durch Entfernung der inducirten von der inducirenden Rolle etwas zu schwächen, natürlich mussten sie immerhin noch stark genug bleiben, um den unbelasteten Muskel zu einer kräftigen Contraction zu veranlassen.

In der folgenden Tabelle enthält die erste Columne die Versuchsnummer, die zweite (M) die Bezeichnung des Muskels, die dritte (L) dessen Länge in Mm., die vierte (p) das belastende Gewicht in Grm.; in der fünften ist angegeben, ob der Muskel in Ruhe (R) oder Tetanus (B) sich befand; die sechste Columne (n) giebt an, wie oft der Scalenpunkt im Spiegel, während der in der siebenten Columne (t) in Secunden angegebenen Beobachtungszeit, den Faden im Fernrohre passirte, n ist also die Anzahl halber Schwingungen in der Zeit t, die letzte Columne (T) endlich enthält die hieraus berechnete Dauer einer Schwingung. Die Versuche an den einzelnen Muskeln sind in der Reihe aufgeführt, in der sie angestellt wurden.

Diese Zahlen liefern unverkennbar das Ergebniss, dass die Schwingungsdauer und somit auch die Elasticität des Muskels sich während des Tetanus um keine merkliche Grösse ändert, sobald er so belastet ist, dass er sich nicht merklich verkürzen kann. Die Abweichungen, welche sich finden, sind so gering und wechseln so sehr, dass sie theils als Fehler betrachtet werden müssen, die der Versuch mit sich brachte, da die Messung der Schwingungszahlen nicht so lange fortgesetzt werden konnte, um eine noch grössere Genauigkeit zu erzielen, theils aber rühren sie her von der Aenderung, die der Muskel unter dem Einflusse des Gewichtes in seiner Elasticität erfährt. Durch bedeutende Belastungen nimmt nämlich, wie wir früher erfahren haben, die Elasticität zu und daher die Schwingungsdauer ab, eine allmälige Abnahme der Schwingungsdauer ist auch in mehreren der vorliegenden Versuche nicht zu verkennen. — Ein Gastrocnemius von 29,9 Mm. Länge wurde längere Zeit mit einem Gewichte von 250 Grm. belastet gelassen. Seine Schwingungsdauer, die im Anfange 7,2726″ betrug, war nach 15 Minuten 7,0908″, nach 40 Minuten 6,9090″, nach 70 Minuten 6,5090″. Die Zuckungsfähigkeit, welche während dieser ganzen Zeit allmälig abnahm, war beim Schlusse des Versuches nur noch sehr schwach vorhanden.

Im Beginn eines der obigen Versuche (Nro. 11) fand gelegentlich noch eine geringe Verkürzung des Muskels, trotz der Belastung

Nro.	M.	L.	p.	R., B.	n.	t.	T.
1	Gastrocnemius.	32,4	250	R	13	40	6,1538
2	»	»	»	B	13	40	6,1538
3	»	»	»	B	13	40,5	6,2307
4	»	»	»	R	13	41	6,3076
5	Gastrocnemius.	26	250	R	15	44	5,8666
6	»	»	»	B	15	43	5,7332
7	Adduct. magn. u. Semim.	35	250	B	19	39	4,1052
8	»	»	»	R	19	39	4,1052
9	Gastrocnemius.	29,5	250	B	15	44	5,8666
10	»	»	»	R	15	44	5,8666
11	Gastrocnem.	34,5	250	B *)	12	44	7,3332
12	»	»	»	B	13	44	6,7692
13	»	»	»	R	13	44	6,7692
14	Gastrocnem.	30	200	R	13	55	8,4614
15	»	»	»	B	10	43	8,6000
16	»	»	»	B	9	39	8,6666
17	»	»	»	R	9	39	8,6666
18	Adduct. magn.	39,5	40	R	7	39	11,1428
19	»	»	»	B	7	40	11,4284
20	»	»	»	R	7	39	11,1428
21	»	»	»	B	7	39	11,1428
22	Gastrocnem.	37,5	250	R	10	42	8,4000
23	»	»	»	B	9	37,5	8,3333
24	»	»	»	R	11	45	8,1818
25	»	»	»	B	9	36,5	8,1111
26	Gastrocnem.	31,5	250	R	13	40	6,1538
27	»	»	»	B	13	40	6,1538

statt; ohne Zweifel war es in geringerem, nicht mehr merklichem Grade noch in mehreren anderen Versuchen der Fall. Es wäre zu erwarten gewesen, dass diese Formänderung eine Beschleunigung der Schwingungen nach sich ziehe, da ja die Dauer der letzteren abnimmt im Verhältnisse der Quadratwurzel der Länge des Muskels und im umgekehrten Verhältnisse seines Querschnittes. Wir haben merkwürdiger Weise gerade das Gegentheil beobachtet, nämlich eine nicht unbeträchtliche Verlangsamung der Schwingungsdauer. Ein so auffallender Umstand musste nothwendig veranlassen, den Gegenstand in dieser Richtung noch weiter zu verfolgen. — Ich belastete daher in

*) Der Muskel hob das Gewicht noch ein wenig.

einer zweiten Versuchsreihe den Muskel entweder bloss mit dem Apparate oder mit einem so kleinen Gewichte, dass er dasselbe noch leicht heben konnte. Es wäre für diesen Fall wünschenswerth, die Länge zu kennen, welche der Muskel während des Tetanus annimmt, es müsste also, da dieselbe fortwährend sich ändert, die mittlere Länge während der Versuchsdauer bestimmt werden. Dies ist, wie sich denken lässt, unausführbar. Es blieb mir daher nichts übrig, als in der Columne V den ungefähren Grad der Verkürzung in Mm. anzugeben, wie er als Mittel aus einer unmittelbar vor Beginn und unmittelbar nach Beendigung des Versuches angestellten Messung sich ergab.

Nro.	M.	L.	p.	R., B.	V.	n.	t.	T.
1	Gastrocnemius.	32	0	R	—	9	41	9,1110
2	»	»	»	B	5	9	51	11,3332
3	»	»	»	B	stärkere V.	8	55	13,7500
4	»	»	»	R	—	9	45	10,000
5	»	»	»	R	—	9	43	9,5554
6	»	»	»	B	5	7	47	13,4284
7	»	»	»	R	—	9	42,5	9,4443
8	Adduct. magn.	35	0	R	—	15	42	5,6000
9	»	»	»	B	3	11	34	6,1818
10	»	»	»	R	—	15	41	5,4666
11	Adduct. magn.	36,5	45	B	sehr schwache V.	13	36	5,5384
12	»	»	»	R	—	13	35,5	5,4614
13	Adduct. magn.	36,5	0	B	6	8	38	9,5000
14	»	»	»	R	—	11	39	7,0908

Wollen wir die Elasticitäten im ruhenden und bewegten Zustande vergleichen, so giebt uns für diesen Fall der Quotient $\frac{t^2}{t'^2}$, da Länge und Querschnitt sich ändern, zwar bei weitem nicht mehr genau das Verhältniss der Elasticität des tetanisirten zu der des ruhenden Muskels. Nichtsdestoweniger werden wir mit einem solchen Vergleiche uns hier begnügen müssen und demnach, um wenigstens eine annähernde Kenntniss der Art, wie die Elasticität mit wachsender Verkürzung sich ändert, zu erhalten, den Quotienten $\frac{t^2}{t'^2}$ aus je zwei auf einander folgenden Versuchen der obigen Tabelle bestimmen *).

*) Genauer würde E' auf folgende Weise bestimmt sein. Nimmt man an, was

In der ersten Columne sind die der Rechnung zu Grunde liegenden Versuchsnummern jener Tabelle aufgeführt, die zweite Columne (V) ist derselben unmittelbar entnommen und giebt wieder den ungefähren Grad der Verkürzungen an.

Nro.	V.	$\frac{t^2}{t'^2}$
1. 2	5	0,64
3. 4	stärkere V.	0,53
5. 6	5	0,50
8. 9	3	0,82
11. 12	sehr schwache V.	0,98
13. 14	6	0,55.

Die in der dritten Columne aufgeführten Zahlen, die das Verhältniss der Elasticität des thätigen zu der des unthätigen Muskels bestimmen, sind dem Obigen zufolge jedenfalls zu gross, und dies um so mehr, je bedeutender der Grad der Verkürzung ist.

Es führen uns sonach die Schwingungsversuche zu dem Schlusse, dass die Elasticität des tetanisirten Muskels ungeändert bleibt, so lange er durch äussere Widerstände verhindert ist seine Form zu ändern, dass hingegen die Elasticität abnimmt, sobald er sich verkürzt, und dass diese Abnahme mit wachsender Verkürzung bedeutender wird.

Noch eine Bemerkung muss ich zur Abwehr etwaiger Irrthümer hier anfügen. — Wenn der Muskel sich verkürzt, so nimmt dadurch fast immer auch längere Zeit die Amplitude der Schwingungen zu; man könnte nun zu der Meinung veranlasst werden, dass diese Aenderung der Amplitude von Einfluss sei auf die Bestimmung der Schwingungsdauer dadurch, dass die Schwingungsbogen nicht mehr als unendlich klein und daher die Schwingungen nicht mehr als isochronisch betrachtet werden könnten. Hiergegen kann man sich dadurch sichern, dass man zugleich die Elongationen beim Beginne und zu Ende des Versuches misst, hieraus und aus der horizontalen Entfernung des Spiegels von der Scala lässt sich nach bekannten Regeln die Reduction auf unendlich kleine Schwingungsbogen vornehmen;

---

der Wahrheit jedenfalls sehr nahe kommt, dass der Querschnitt zunimmt proportional der Verkürzung, so ist, wenn l und q Länge und Querschnitt während der Ruhe, l' und q' mittlere Länge und mittleren Querschnitt während der Zusammenziehung bedeuten, $q' = \frac{q\,l}{l'}$; es verhält sich daher

$$E : E' = \frac{l^3}{t^2} : \frac{l'^3}{t'^2},$$

und es ist

$$E' = \frac{t^2}{t'^2} \cdot \frac{l'^3}{l^3} E.$$

die Ausführung dieser Reduction ändert jedoch erst die dritte oder vierte Decimale der für die Schwingungsdauer erhaltenen Zahlen, ein Fehler, der bei diesen Versuchen natürlich nicht mehr in Betracht kommt.

3. Methode der Ablenkungen.

Dasselbe Resultat lässt sich noch auf einem anderen Wege erhalten. Dieser besteht darin, dass man die Grösse des Torsionswinkels misst, um welchen der Muskel durch eine bestimmte äussere Kraft gedreht wird, hierauf den Muskel tetanisirt und zusieht, ob und in welcher Weise der Torsionswinkel während des Tetanus sich ändert. — Ist φ der Torsionswinkel, m das Moment der torquirenden Kraft, l die Länge und q der Querschnitt des Muskels, μ ein constanter Coëfficient und E der Elasticitätscoëfficient, wie er durch die Dehnungsversuche gefunden würde, so ist, wenn man die Form des Muskels als annähernd cylindrisch betrachtet,

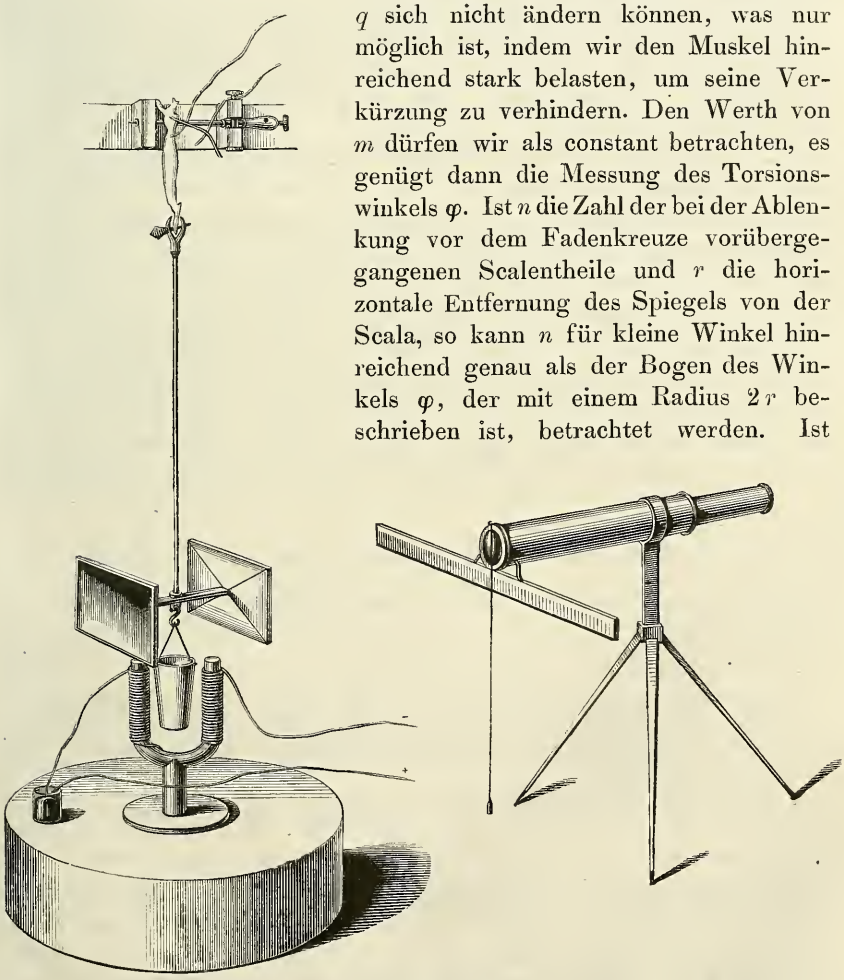
$$\varphi = \mu \frac{m\,l}{E q^2}.$$

Der Torsionswinkel muss somit abnehmen, wenn die Elasticität wächst und zunehmen, wenn dieselbe sinkt.

Der Versuch wurde in folgender Weise zur Ausführung gebracht. An das untere Ende des Muskels, der einen möglichst geraden und parallelen Verlauf der Fasern, wie z. B. der Adductor magnus, haben muss, wird der schon zu den Schwingungsversuchen benutzte Apparat befestigt. Unter das die Spiegel verbindende prismatische Stäbchen, das zu dem Zwecke dieser Versuche aus Eisen gefertigt ist, kommt ein kleines mit übersponnenem Kupferdraht umwundenes Hufeisen so zu stehen, dass seine beiden Schenkel gleich weit von dem unteren Ende des Stahlstabes entfernt sind. Das Hufeisen hat unten eine verticale Axe, mit welcher es in einem hölzernen Boden steckt, und um welche es gedreht werden kann. In die Oese des Eisenstäbchens wird an Seidenfäden ein Messingeimer eingehängt, der zwischen die Schenkel des Hufeisens hineinpasst; der Muskel wird dadurch belastet, dass man Quecksilber in diesen Eimer hineinschüttet. Das eine Drahtende des Hufeisens wird mit dem einen Pole einer einfachen Bunsen'schen Kette, das andere mit einem Quecksilbernäpfchen in Verbindung gesetzt. In dem letzteren kann jeden Augenblick der Schluss der Kette bewerkstelligt und dadurch das weiche Eisen des Hufeisens magnetisch gemacht werden. Die Ablenkung, welche das magnetisirte Hufeisen dem Eisenstäbchen ertheilt, ist in den zwei Fällen Null, wenn es ihm parallel und wenn es auf

demselben senkrecht steht, in allen Mittelstellungen wird eine Ablenkung erzielt. Diese darf nicht so bedeutend sein, dass das Eisenstäbchen sich alsbald dem Elektromagneten parallel stellt, was durch die Construction des letzteren und durch die Wahl der Kette natürlich leicht zu erreichen ist. Der Nerv kann jeden Augenblick gleichfalls vermittelst einer Schliessung in Quecksilber mit den Elektroden der Inductionsvorrichtung in Verbindung gesetzt werden. Die Ablesung der Ablenkungen geschieht durch die Bestimmung der in dem Spiegelbilde am verticalen Faden des Fernrohres vorübergehenden Scalentheile. Die ganze Anordnung zeigt die Fig. 6.

Fig. 6.



Wollen wir dem Versuche wieder seine einfachste Gestalt geben, so haben wir denselben so anzustellen, dass l und q sich nicht ändern können, was nur möglich ist, indem wir den Muskel hinreichend stark belasten, um seine Verkürzung zu verhindern. Den Werth von m dürfen wir als constant betrachten, es genügt dann die Messung des Torsionswinkels φ. Ist n die Zahl der bei der Ablenkung vor dem Fadenkreuze vorübergegangenen Scalentheile und r die horizontale Entfernung des Spiegels von der Scala, so kann n für kleine Winkel hinreichend genau als der Bogen des Winkels φ, der mit einem Radius $2r$ beschrieben ist, betrachtet werden. Ist

also φ' der zweite Winkel und n' der ihm entsprechende im Spiegel gemessene Bogen, so kann man, da sich die Bogen wie die Winkel verhalten, setzen $\frac{n}{n'} = \frac{\varphi}{\varphi'}$ und man hat

$$E' = \frac{\varphi}{\varphi'} E = \frac{n}{n'} E \text{ *)}.$$

Bei der Ablenkung wird der Muskel nicht alsbald in seine neue Gleichgewichtslage gedreht, sondern er macht eine Reihe kleiner Schwingungen um dieselbe, deren Ende sich nicht abwarten lässt; man muss daher aus drei auf einander folgenden Elongationen die diesen entsprechende Gleichgewichtsstellung berechnen. Sind a, b, c die drei Elongationen, so ist die mittlere Stellung während derselben $= 1/4\ (a + 2b + c)$.

In der folgenden Tabelle enthält die erste Columne die Versuchsnummer, die zweite (M) die Bezeichnung des Muskels, die dritte (L) dessen Länge, die vierte (n) die Ablenkung während der Ruhe, die fünfte (n') die Ablenkung während des Tetanus.

Nro.	M.	L.	n.	n'.
1	Adduct. magn.	34	3,5	3,5
2	»	»	2,2	2,2
3	Add. magn. u. semim.	37	3,5	3,5
4	»	»	3,0	3,0
5	Add. magn. u. semim.	30,5	1,8	1,2 **)
6	»	»	1,8	2,5 **)
7	Adduct. magn.	32	6,2	6,5
8	»	»	6	6
9	»	»	5	5
10	Adduct. magn.	42,5	3,2	3,5
11	»	»	4,3	4,3
12	»	»	2,5	2,5

Das hier erhaltene Resultat ist mit dem früheren übereinstimmend: die Ablenkung des überlasteten Muskels bleibt während des Tetanus umgeändert.

Sehen wir nun, wie die Ablenkungen sich verhalten, wenn

*) Für den Fall, dass der Muskel sich verkürzte, würde man haben

$$E' = \frac{l'^3}{l^3} \cdot \frac{n}{n'} \cdot E.$$

**) In diesen Fällen fand noch eine sehr geringgradige Verkürzung statt.

dem Muskel gestattet wird, sich zusammenzuziehen. Zu diesem Zwecke ist unsere bis jetzt benutzte Vorrichtung nicht mehr brauchbar, da während der Zusammenziehung das Eisenstäbchen sich weiter von dem Elektromagneten entfernt, so dass die Wirkung des letzteren sehr abnimmt oder ganz verschwindet. Ich verfuhr daher, um diesen Versuch auch auf jenen Fall noch ausdehnen zu können, in folgender Weise. Ein von einer Drahtrolle umgebenes Eisen wurde horizontal liegend in eine hölzerne Klemme befestigt, die an der einen Säule des Stativs, Fig. 3, das oben den mit dem Stahlspiesse fixirten Muskel trug, auf- und abgeschraubt werden konnte. An dem einen Spiegel wurde seitlich ein kleiner Eisendraht angelöthet, der horizontal einige Zoll weit hinausstand. Die Rolle mit dem Eisenkerne wurde ihm gerade gegenübergestellt, es hatte derselbe eine solche Grösse, dass der Draht, auch wenn er um einige Millimeter sich erhob, noch in der Ebene desselben blieb, und die Entfernung der Rolle von dem Drahte wurde so gewählt, dass noch eine geeignete Ablenkung zu Stande kommen konnte. — So lange die Verkürzung so gering war, dass der abgelenkte Draht bei derselben in der Ebene des Elektromagneten blieb, erfolgte nun in der der That im Momente der Verkürzung eine Vergrösserung des Ablenkungswinkels, zugleich aber gerieth der Muskel in Folge des Tetanus in beträchtlichere Schwingungen, deren Elongationen allzu unregelmässig waren, um eine richtige Messung zuzulassen. Ich verfolgte daher dieses Verfahren, das der Schwingungsmethode jedenfalls nachstand, nicht weiter. Der Werth, welcher den Ablenkungsversuchen zukommt, ist der, dass sie unter Umständen über momentane Elasticitätsänderungen Aufschluss zu geben vermögen, während wir bei den Schwingungsversuchen nur Mittelwerthe erhalten, die einer längeren Zeit entsprechen.

4. Methode der Messung der Erhebungshöhen.

Wenden wir uns nun zuletzt zu dem Verfahren, welches bereits von Schwann und Weber angewandt worden ist, nämlich zur Vergleichung der Höhen, auf welche der Muskel verschiedene Gewichte zu erheben vermag. Diese Methode, die den Dehnungsversuchen am ruhenden Muskel entspricht und die scheinbar die einfachste ist, hat dennoch weit grössere Schwierigkeiten als die vorhergegangenen, aus dem Grunde, weil es schwer gelingt, den Einfluss der Ermüdung hinreichend zu eliminiren. Wir haben uns in den beiden vorangegangenen Versuchsweisen mit dem qualitativen Nachweise einer Elasticitätsänderung während der Verkürzung begnügen müssen, einen solchen wird uns die vorliegende Methode nicht einmal mit Sicherheit liefern können aus einem Grunde, der bereits erörtert worden ist, weil nämlich die Unterschiede der Erhebungshöhen wegen der elastischen

Nachwirkung nicht unmittelbar mit den momentanen Dehnungen vergleichbar sind, die scheinbare Abnahme der Elasticität, welche wir beobachten, wird also wahrscheinlich grösser sein als die wirklich stattfindende. Dagegen ist diese Methode in einer anderen Hinsicht von grossem Werthe: sie kann nämlich erstens dazu dienen, das Gesetz zu bestimmen, nach welchem im verkürzten Zustande die Formänderungen erfolgen, und sie kann zweitens uns darüber Aufschluss geben, in welcher Weise die Elasticitätsschwankung mit der Grösse der Verkürzung sich ändert. Ueber das erstere konnten die bisherigen Verfahrungsweisen gar nichts aussagen, in letzterer Hinsicht war es uns nur möglich, im Allgemeinen zu beobachten, dass mit wachsender Verkürzung die Abnahme der Elasticität gleichfalls bedeutender wurde. Die vorliegende Methode ist also eine quantitative, welche bei gehöriger Ausbildung zu unseren bisherigen bloss qualitativen Versuchsreihen eine unentbehrliche Ergänzung bilden wird.

Wir werden uns an diesem Orte zunächst vorzugsweise mit der ersten Aufgabe, mit der Ermittelung des Gesetzes, nach welchem die Verlängerungen des verkürzten Muskels erfolgen, zu beschäftigen haben. Es wird zu diesem Zwecke nothwendig sein, den Muskel während der Dauer des Versuches in einem und demselben Zustande der Leistungsfähigkeit und in Folge dessen bei gleicher Belastung in einem und demselben Grade der Verkürzung zu erhalten. — Das letztere ist jedoch nicht leicht zu verwirklichen. Man überzeugt sich bald, dass die Ermüdung, auch abgesehen von jeder Aenderung der Belastung, keineswegs mit gleichmässiger Geschwindigkeit vorschreitet, dass sie aber namentlich durch grössere Gewichte sehr beschleunigt wird, und dass in den Erregungspausen die Erholung bald rascher bald langsamer geschieht. Diese Uebelstände werden bei ausgeschnittenen Muskeln noch bedeutend dadurch erhöht, dass dieselben niemals zum anfänglichen Grade der Leistungsfähigkeit sich wieder erholen, indem neben den Einflüssen der Ermüdung noch die Einflüsse des fortschreitenden Todes sich geltend machen. Es war ohne Zweifel ein glücklicher Wurf, den Schwann gethan hatte, als er zuerst diesem Gebiete von Versuchen sich zuwandte, dass er dieselben alsbald am lebenden Thiere anstellte. Nach den Erfahrungen, die ich über die Elasticitätsverhältnisse ruhender Muskeln gemacht hatte, konnte mir die Unbeständigkeit der Resultate, die ich auch hier am todten Muskel erhielt, weder auffallen noch mich veranlassen, auf diesen Gegenstand lange Zeit zu verwenden. In der That, wenn der todte Muskel schon bei den einfachen Dehnungsversuchen so schwankende Resultate ergab, wie war dies anders zu erwarten bei Versuchen, die ausserdem von der vielleicht noch schwankenderen Leistungsfähigkeit abhingen und die ausser der Constanz der Elasticität auch noch die Constanz der letzteren forderten? Ich wandte mich daher alsbald

auch hier dem lebenden Thiere zu. Bei diesem war eher zu hoffen, dass, wenn dem Muskel eine passende Erholungszeit gegönnt würde, er annähernd den früheren Grad der Leistungsfähigkeit wieder erreiche, so dass diese, mindestens während einer kürzeren Versuchsdauer, als constant betrachtet werden könne. Ich zog es vor, die Erregung nicht, wie Schwann, vom Nerven aus vorzunehmen, da der letztere, wenn er bloss gelegt ist, allmälig abstirbt und so durch die Wahl des lebenden Thiers zum Versuche nicht viel gewonnen ist, sondern ich leitete den Strom durch den Muskel selbst. Nachdem die früher benutzte Muskelgruppe präparirt, der Nerv, um unwillkommene Zuckungen zu vermeiden, durchschnitten und das Thier in der bekannten Weise befestigt war, wurde die in Fig. 4 abgebildete Vorrichtung an die Muskeln angehängt und der Stahlstab so tief in das Quecksilber des in den oberen Rahmen hineinragenden Quecksilbernäpfchens getaucht, dass er auch bei den stärksten Verkürzungen sich nicht aus demselben erheben konnte, und dass er auf dem Boden des Quecksilbernäpfchens gerade aufstand, so dass der Muskel nur während der sehr kurzen Dauer der Verkürzung belastet war.

Zuerst verfuhr ich in der Weise, dass der Muskel rasch nach einander unter verschiedener Belastung durch die Schläge des in gleichmässiger Thätigkeit erhaltenen Inductionsapparates in Tetanus versetzt wurde, so dass der ganze Versuch nur kurze Zeit in Anspruch nahm. Es wurde zuerst die Erhebungshöhe ohne Belastung gemessen, die Länge, welche der Muskel hier hatte, als Ausgangspunkt genommen und die Länge des Muskels bei den verschiedenen Belastungen damit verglichen; die Differenzen ergaben die Dehnungen des tetanisirten Muskels. Ich führe hier nur solche Versuche auf, bei welchen die Verkürzung ohne Belastung beim Schlusse des Versuches derjenigen im Anfange desselben noch nahezu gleichkam.

Belastung in Grm.	Verlängerung des tetanisirten Muskels in Mm.
	I.
5	0,40
10	0,60
20	1,40

Verkürzung des unbelasteten Muskels zu Anfange des Versuches 1,28, zu Ende desselben 1,26.

	II.
5	0,86
10	1,72
20	2,82

Verkürzung zu Anfange des Versuches 1,64, zu Ende desselben 1,56.

Belastung in Grm.	Verlängerung des tetanisirten Muskels in Mm.
	III.
5	0,26
10	0,40
20	0,70

Verkürzung zu Anfange des Versuches 9,58, zu Ende desselben 9,38.

	IV.
2	0,10
5	0,24
7	0,36
10	0,44
11	0,48

Verkürzung zu Anfange des Versuches 9,38, zu Ende desselben 9,06.

Diese Versuche zeigen, dass auch die Verlängerungen des tetanisirten Muskels innerhalb enger Grenzen nahezu proportional sind den aufgelegten Gewichten, sobald die Leistungsfähigkeit des Muskels während der Dauer des Versuches als annähernd ungeändert betrachtet werden kann. Aber das Letztere tritt freilich, wenn man in der eben befolgten Weise verfährt, nur in seltenen Fällen ein. Durch schnell auf einander folgende Verkürzungen wird gewöhnlich die Leistungsfähigkeit des Muskels sehr rasch erschöpft, es tritt eine sehr rasche Ermüdung ein, und die Höhe, um die sich der unbelastete Muskel zu Ende des Versuches verkürzt, ist weit geringer als die Verkürzung zu Anfange desselben. Ich führe folgende zwei Beispiele an:

Belastung in Grm.	Verlängerung des tetanisirten Muskels in Mm.
	V.
5	0,16
10	0,30
20	1,00
10	1,00
5	0,64

Verkürzung zu Anfange des Versuches 10,1, zu Ende desselben 9,38.

	VI.
2	0,06
5	0,20
3	0,20
10	0,60
3	0,40
5	0,60

Verkürzung zu Anfange des Versuches 3,5, zu Ende desselben 2,92.

Es dürfte an und für sich klar sein, dass solche Versuche, in denen sichtlich die Ermüdung nicht nur rasch, sondern auch ungleichmässig fortschritt, gar nicht weiter verwendet werden können; sie sind

aber weit überwiegend im Vergleich zu der kleinen Zahl von Versuchen, in denen man die Leistungsfähigkeit wenig geändert findet. Am meisten Aussicht auf einen solchen Erfolg hat man bei Muskeln kräftiger, frisch präparirter Thiere, die noch nicht durch vorangegangene Versuche verändert sind, doch habe ich auch bei schon ziemlich erschöpften Muskeln derartige Ruhepunkte gefunden, so dass während einer Versuchsdauer der Ermüdungsgrad ziemlich derselbe blieb (solches ist z. B. oben im Versuch I und II der Fall), und auch hier waren die Dehnungen den Gewichten annähernd proportional.

Es wird also hierdurch die Vermuthung, die man etwa, gestützt namentlich auf die Versuche von Schwann und Weber, haben könnte, dass das Gesetz. nach welchem die Formänderungen erfolgen, nur bei höchster Leistungsfähigkeit durch eine der Geraden nahe kommenden Linie vorgestellt werde, schon unwahrscheinlich. Um jedoch hierüber noch weitere Erfahrungen machen zu können, und um zugleich wo möglich eine Methode aufzufinden, die weniger dem zufälligen Gelingen preisgegeben sei als die bisherige, liess ich in einer zweiten Reihe von Versuchen dem Muskel Erholungspausen von 2 bis 5 Minuten.

In einigen Vorversuchen bestimmte ich zunächst, in wie weit bei einer und derselben Belastung in diesem Falle die Erhebungshöhen sich änderten. — Waren noch gar keine Versuche vorangegangen, der Muskel also noch ganz unermüdet, so blieben bei geringeren Belastungen die Verkürzungsgrade sehr lange Zeit ungeändert, bei grösseren Belastungen nahmen sie jedoch bald etwas ab. War der Muskel ermüdet, so war der Unterschied zwischen der Wirkung geringer und bedeutender Gewichte viel beträchtlicher, und ebenso war der Einfluss der Dauer der Erholungspausen sehr erheblich. Bei kleineren Gewichten übertraf die Erholung, wenn sie 5 Minuten oder länger dauerte, den ermüdenden Einfluss des vorausgegangenen Tetanus, die Verkürzungsgrade wurden daher allmälig wieder beträchtlicher; für Pausen von 2 bis 3 Minuten hielten sich beide Einflüsse so sehr das Gleichgewicht, dass die Verkürzungsgrade längere Zeit ungeändert blieben. Bei stärkeren Belastungen war dies nicht der Fall, hier überwog für Pausen von 2 bis 3 Minuten oft noch beträchtlich und selbst für Pausen von 5 Minuten in geringerem Grade die Ermüdung.

Hieraus folgt, dass man in den Versuchen, um den Einfluss der Erholung und der Ermüdung zu eliminiren, Erholungspausen von verschiedener Dauer nach den verschiedenen Belastungen eintreten lassen müsste. Aber dies auszuführen, ohne mit Recht den Schein der Willkür auf uns zu laden, ist unmöglich. Die Pausen, die gerade zureichen, um Erholung und Ermüdung gegen einander abzugleichen, sind immerhin noch äusserst veränderlich und, wenn man auch in

einem Vorversuche für einen Muskel die Dauer dieser Pausen bestimmt hätte, so würde doch wahrscheinlich im Versuche selbst und während der Dauer desselben die Leistungsfähigkeit wieder eine andere und eine stets sich verändernde sein. — Aber es tritt noch ein anderer erschwerender Umstand hinzu. Wenn man einen ermüdeten Muskel, wenig oder gar nicht belastet, in längeren Pausen untersucht, so dass die Verkürzungsgrade fortschreitend zunehmen, und man lässt ihn nun plötzlich bei stärkerer Belastung sich verkürzen, so ist bei dieser die Verkürzung eine verhältnissmässig viel kleinere als bei geringerer Belastung. Es scheint hieraus hervorzugehen, dass der Einfluss grösserer Belastungen auf die Leistungsfähigkeit schon während der Dauer der Verkürzung in merklichem Grade sich geltend macht und diese, vermöge der raschen Ermüdung, die er herbeiführt, verringert*).

Es dürfte aus dem Gesagten genugsam hervorgehen, dass, sobald einmal die erste Stufe der Leistungsfähigkeit des Muskels, auf welcher derselbe oft längere Zeit trotz ermüdender Einflüsse sich ziemlich constant erhält, vorübergegangen ist, oder sobald es nicht gelingt, im späteren Verlaufe der Ermüdung einen ähnlichen Ruhepunkt zu erhaschen, es beinahe unüberwindliche Schwierigkeiten hat, durch den Versuch den Einfluss der Ermüdung zu eliminiren. — Nichtsdestoweniger gelingt es, wenn man nicht die Verkürzungen rasch nach einander folgen lässt, sondern Erholungspausen von 3 bis 5 Minuten anwendet, häufiger die Leistungsfähigkeit des Muskels so constant zu erhalten, dass die Verkürzung beim Schlusse des Versuches derjenigen im Anfange desselben wenig nachsteht; aber mit Willkür lässt sich dieser Erfolg nicht herbeiführen, sondern man ist dabei stets mehr oder weniger einem zufälligen Gelingen preisgegeben. Endlich darf man niemals eine gewisse Grenze bei den Belastungen überschreiten; 20 Gramme fand ich als das Grenzgewicht, das ich überhaupt noch anwenden durfte; grössere Belastungen hatten eine so rasche und anhaltende Ermüdung zur Folge, dass die Verkürzungsfähigkeit auch nach mehreren Minuten noch bedeutend vermindert war.

Wäre nicht die elastische Nachwirkung, so würde sich aus diesen Versuchen die Elasticitätsabnahme am genauesten bestimmen lassen; denn, ist l die Länge des ruhenden, l_1 die des tetanisirten Muskels, λ die durch irgend ein Gewicht an dem ersteren, λ_1 die durch dasselbe Gewicht an dem letzteren bewirkte Verlängerung, ferner E der Elasticitätscoëfficient des ruhenden, E_1 der des thätigen Muskels, so hat man

$$E_1 = \frac{\lambda}{\lambda_1} \cdot \frac{l_1^2}{l^2} \cdot E.$$

Obgleich die so für den Quotienten $\frac{E_1}{E}$ erhaltenen Zahlen aus den

*) Dies beweisen namentlich auch Untersuchungen von Volkmann, deren Resultat in den Sitzungsberichten der Leipziger Ges. (12. April 1856) mitgetheilt ist.

angegebenen Gründen jedenfalls zu klein sind, so habe ich sie dennoch den unten mitgetheilten Versuchen beigefügt, weil sie eine Uebersicht geben über die Art und Weise, wie mit steigender Verkürzung die Elasticität sich ändert*). Die Dehnbarkeit des ruhenden Muskels wurde vor dem Versuche untersucht.

Belastung in Grm.	Verlängerung des ruhenden Muskels in Mm.	des tetanisirten Muskels in Mm.	$\frac{E_1}{E}$
	VII.		
5	0,18	0,70	0,141
10	0,40	1,60	0,149
20	0,80	3,00	0,159
Muskellänge 30 Mm. Verkürzung des unbelasteten Muskels 8,04.			
	VIII.		
5	0,18	0,90	0,158
10	0,40	1,40	0,228
20	0,80	2,80	0,237
Muskellänge 30 Mm. Verkürzung des unbelasteten Muskels 3,70.			
	IX.		
2	0,08	0,30	0,193
5	0,18	0,90	0,148
10	0,42	2,10	0,153
20	0,86	3,20	0,210
Muskellänge 34 Mm. — Verkürzung des unbelasteten Muskels 5,14.			
	X.		
5	0,18	0,40	0,387
10	0,42	1,00	0,384
20	0,86	1,70	0,467
Muskellänge 34 Mm. — Verkürzung des unbelasteten Muskels 1,76.			

Die hier erhaltenen Zahlen sind gleichfalls mit keiner anderen Annahme vereinbar, als dass die Verlängerungen im tetanisirten Zustande innerhalb der Grenzen der hier angewandten Belastungen annähernd diesen Belastungen proportional sind, dass also die Dehnbarkeit des thätigen Muskels, vorausgesetzt dass es gelingt, ihn auf einem und demselben Grade der Erregbarkeit zu erhalten, dem nämlichen Gesetze folgt wie die des unthätigen. Die Abweichungen, welche die

*) Da namentlich die Verlängerungen des tetanisirten Muskels nicht mehr so klein sind, dass die dabei eintretenden Aenderungen in den Dimensionen des Muskels nicht auf die Dehnbarkeit von Einfluss sein müssten, so ist hierbei für l und l_1 das Mittel der Länge des unausgedehnten und des ausgedehnten Muskels genommen worden.

mitgetheilten Zahlen noch darbieten, sind im Vergleiche zur ganzen Grösse der Verlängerung kaum beträchtlicher als die ähnlichen Abweichungen, die wir in den Verlängerungen des unthätigen Muskels beobachteten. Sie können einerseits davon herrühren, dass, wie dies wahrscheinlich ist, innerhalb weiterer Grenzen der Formänderungen ein anderes Gesetz in Gültigkeit tritt, andererseits davon, dass der Muskel, während er dem Einflusse eines grösseren Gewichtes ausgesetzt ist, rascher und noch während der Dauer der Zusammenziehung ermüdet. Dafür, dass bald der eine bald der andere Einfluss in überwiegendem Maasse sich geltend macht, spricht der Umstand, dass die Abweichungen nach zwei Richtungen hin stattfinden: die Verlängerungen durch höhere Gewichte sind bald kleiner bald grösser, als sie sein sollten. — Eine Thatsache endlich, die wir mittelst der früheren Methoden noch nicht mit der nöthigen Sicherheit erschliessen konnten, beweisen diese Versuche auf das entschiedenste, dass nämlich die Elasticitätsänderung mit steigender Zusammenziehung gleichfalls zunimmt. —

Die verschiedenen Untersuchungswege, die wir einschlugen, haben uns sonach schliesslich zu einem übereinstimmenden Ziele geführt. Wir gingen aus von der Untersuchung des tetanisirten Muskels, der verhindert ist seine Form zu ändern, wir sahen, dass auch seine elastischen Eigenschaften ungeändert blieben, wir wandten uns dann zum Muskel, der während des Tetanus sich verkürzt: hier trat uns alsbald eine beträchtliche Elasticitätsverminderung entgegen, und unser letztes Resultat war, dass diese mit dem Grade der Verkürzung zunimmt. Hieraus ergiebt sich schon jetzt der wichtige Schluss, dass die Elasticitätsschwankung kein dem Bewegungszustande nothwendig zukommender Molekularvorgang, sondern dass sie lediglich ein die Bewegung begleitendes, mit ihr zu- und mit ihr abnehmendes Phänomen ist.

5. Ueber die Dauer der die Verkürzung während des Tetanus begleitenden Elasticitätsänderung.

Wenn man einen Muskel, den man tetanisirt hatte, nach mehreren Minuten untersucht, so hat derselbe gewöhnlich seine frühere Länge noch nicht erreicht; nimmt man nun Dehnungsversuche vor, so zeigt sich die Dehnbarkeit vermehrt. Dies wäre an und für sich nicht auffallend, denn man könnte vermuthen, dass der Muskel unter dem Einflusse eines Gewichtes rascher seine frühere Länge erreichte, als aus freien Stücken; aber es hat zugleich die elastische Verkürzung, obgleich in geringerem Grade, zugenommen, der Muskel hat also eine kleinere und unvollkommenere Elasticität als zuvor. Unter dem Einflusse mehrerer Dehnungen stellt sich jedoch bald der frühere Zustand

wieder her. Wartet man nach dem Tetanus ab, bis der Muskel aus freien Stücken vollständig seine frühere Länge wieder erreicht hat, und nimmt man nun Dehnungsversuche vor, so zeigt sich, vorausgesetzt dass die allmälige Verlängerung nicht zu lange gedauert hat, gleichwohl eine Elasticitätsabnahme. Diese ist also unabhängig von der etwa zurückgebliebenen geringen Verkürzung.

Eine auffallende hierher gehörige Erscheinung ist endlich folgende. Wenn man einen belasteten Muskel sehr bedeutend und bis zur äussersten Erschöpfung tetanisirt, so kommt es vor, dass der Muskel in dem Momente, wo man den Strom unterbricht, sich über seine frühere Länge hinaus ausdehnt. Macht man dann in diesem verlängerten Zustande Dehnungsversuche, so ist gleichwohl noch eine Elasticitätsabnahme bemerklich*).

Wenn der Muskel noch etwas verkürzt ist, so ist übrigens die Zunahme der Dehnbarkeit beträchtlicher, als wenn er seine frühere Länge schon erreicht oder gar sich weiter verlängert hat; die elastische Verkürzung ist aber in allen drei Fällen ungefähr die nämliche. Wo der Muskel noch verkürzt ist, ist demnach die grössere Dehnung nicht bloss durch die Abnahme der Elasticität, sondern zugleich dadurch bedingt, dass die Belastung die frühere Form, die sonst nur allmälig wieder eintritt, rascher herzustellen vermag.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass die Elasticitätsänderung während des mit Verkürzung verbundenen Tetanus eine Nachwirkung zur Folge hat, die nach aufgehobenem Tetanus noch kurze Zeit fortdauert, aus freien Stücken nur allmälig und rascher unter dem Einflusse von Belastungen wieder verschwindet.

Nachtrag.

Schon vor einiger Zeit hat Volkmann in einer Kritik der Weber'schen Untersuchungen (in den oben citirten Berichten der Leipziger Gesellschaft, 1856) hervorgehoben, dass Weber zwar „die kleinen Ermüdungseinflüsse, welche von einem Versuche auf den nächstfolgenden übergehen, eliminirte; dagegen die grossen Einflüsse unberücksichtigt liess, welche innerhalb der Grenzen einer und derselben Contractionsperiode sich geltend machen.“ — Seine ausführlichen Mittheilungen über diesen Gegenstand**) kamen mir erst längere Zeit nach Beendigung dieses Abschnittes (der bereits im März 1857 abgeschlossen wurde) zu Gesicht.

*) Vielleicht waren die oben besprochenen Beobachtungen Weber's, in denen er Muskeln unter bedeutenden Belastungen sich, statt zu verkürzen, über ihre frühere Länge ausdehnen sah, ähnlicher Art.

**) Müller's Archiv 1857, S. 27.

Volkmann hat vier verschiedene Versuchsmethoden in Anwendung gebracht: a) er verfuhr ganz in der von Weber befolgten Weise; b) er brachte unter dem Muskel eine passende Stütze an, so dass seine Länge bei jeder Belastung constant blieb; c) er reizte den unbeladenen Muskel, belastete ihn im Momente der grössten Verkürzung und bestimmte dann die Verlängerung mit Zuhülfenahme des Kymographion; d) das Gewicht wurde in dem Momente an den Muskel angehängt, wo seine Kraft dem Gewichte gleichkam.

In allen vier Fällen wurde die Ermüdung nach der Weber'schen Methode eliminirt, nichtsdestoweniger ergaben sich sehr verschiedene Werthe der Dehnbarkeit: bei der a-Methode übertraf die Dehnbarkeit des thätigen Muskels die des ruhenden am beträchtlichsten, viel weniger bei der b-Methode, und nur unerheblich bei der c-Methode; nach der d-Methode endlich wurde die Dehnbarkeit des thätigen Muskels sogar beträchtlich geringer als die des unthätigen gefunden.

Volkmann schliesst aus diesen Versuchen, dass der Einfluss der Ermüdung schon sehr erheblich während der Zusammenziehung sich geltend macht, und dass dies bei grösseren Gewichten schneller geschieht als bei kleineren. — Ist dies richtig, so ist es klar, dass wir vollständig darauf verzichten müssen, die Dehnungsversuche für die Elasticitätsbestimmung des thätigen Muskels irgendwie verwerthen zu können, denn es lässt sich nicht einsehen, wie es gelingen sollte, den Einfluss der im Verlaufe der Contraction statthabenden Ermüdung zum Verschwinden zu bringen.

Uebrigens scheint mir ein solcher Schluss auch nicht unbedingt aus Volkmann's Versuchen hervorzugehen.

Dass der Muskel bei der b-Methode sich weniger verkürzte, als bei der a-Methode, daran ist sicherlich zum geringsten Theile der Umstand schuld, dass er hier das Gewicht um die verhältnissmässig kleine Grösse, um die er sich durch dasselbe gedehnt hat, höher heben muss. Belasten wir einen ruhenden Muskel einige Zeit mit einem beträchtlichen Gewichte, und vergleichen wir, wenn er wieder entlastet ist, sein Verkürzungsvermögen mit dem, welches er zuvor hatte, so finden wir eine Abnahme desselben, die um so grösser ist, je länger der Muskel belastet war; wir können diese Erfahrung mit Leichtigkeit auch an uns selber machen. Die Contractionsfähigkeit kann also abnehmen, der Muskel kann ermüden, ohne thätig zu sein, lediglich dadurch, dass er Gewichte trägt*).

Dass bei der c-Methode, die mir am meisten eine weitere Verfolgung zu verdienen scheint, die Verlängerungen geringer ausfielen, könnte möglicherweise daher rühren, dass dabei die elastische Nachwirkung ausgeschlossen blieb.

*) Siehe unten §. 8.

Was die d-Methode betrifft, so ist es nach dem Vorausgegangenen leicht erklärlich, dass aus ihr die Elasticität des thätigen Muskels sich nicht kleiner ergeben konnte, als die des unthätigen, da ja die Elasticität erst abnimmt während der Zusammenziehung und in Folge derselben, der Muskel wird darum jedes Gewicht, wenn es eine gewisse Grenze nicht übersteigt, noch um eine sehr kleine Grösse zu heben vermögen; dies zeigt in der That die Beobachtung.

Meine eigenen Versuche erstrecken sich nur auf die beiden ersten Methoden. Sie haben mich überzeugt, dass es in Bezug auf das Resultat ziemlich gleichgültig ist, ob man die a- oder b-Methode anwendet (es kann dies nach dem mitgetheilten Verfahren leicht geschehen, je nachdem man die Spitze des Stahlstabes auf dem Boden des Quecksilbernäpfchens aufruhen lässt oder nicht), nur hat man bei der ersteren gewöhnlich nöthig, etwas längere Erholungspausen eintreten zu lassen.

Der Einwurf, dass die Ermüdung schon während der Dauer der Zusammenziehung von merklichem Einflusse ist, gilt, wie ich gefunden habe, nur für beträchtlichere Belastungen; die bei solchen erhaltenen Zahlenwerthe sind daher durchaus unbrauchbar. Er gilt aber nicht für kleinere Gewichte; hiervon überzeugt man sich nicht nur dadurch, dass in jenem Falle die Verkürzungsgrade mit der Zunahme des Gewichtes auffallend rasch sinken, sondern namentlich auch dadurch, dass man das Verkürzungsvermögen des unbelasteten Muskels nach dem Versuche erheblich geringer findet, als vor demselben, vorausgesetzt, dass man demselben nicht eine längere Zeit zur Erholung lässt.

Hiernach kann also unserer Methode keineswegs die Brauchbarkeit abgesprochen werden, und, wenn dieselbe auch aus den früher angeführten Gründen eine etwaige Elasticitätsänderung mit der nöthigen Sicherheit nicht erkennen lässt, so giebt sie auf der anderen Seite innerhalb engerer Grenzen der Belastungen genauer als jede andere über das Gesetz, nach dem in den verschiedenen Verkürzungsgraden die Formänderungen erfolgen, Auskunft.

§. 3.

Von der Cohäsion tetanisirter Muskeln.

Das Gewicht, welches einen Muskel zerreissen kann, ist, wie sich von selbst versteht, immer grösser als dasjenige, bei dem er sich gerade noch um ein Minimum zu verkürzen vermag. Bei sehr leistungsfähigen Muskeln ist aber der Unterschied dieser beiden Gewichte nicht so bedeutend, als man erwarten sollte, und man beobachtet zuweilen, dass selbst bei Belastungen, die an das Rissgewicht nahe angrenzen,

in Folge starker Erregung noch Erhebungen von mikroskopischer Grösse vorkommen.

Das Verfahren, mittelst dessen die Cohäsion ruhender und tetanisirter Muskeln verglichen wurde, war folgendes. Nachdem der Muskel befestigt und an sein unteres Ende eine Wagschale gehängt war, wurde er, sogleich mit einem ziemlich beträchtlichen, aber immerhin noch weit diesseits der Cohäsionsgrenze liegenden Gewichte anfangend, successiv belastet, indem die Gewichte immer allmäliger gesteigert wurden. Nach jeder Belastung wurde kurze Zeit zugewartet und, nachdem sich gezeigt hatte, dass der Muskel ruhend die Belastung noch trug, wurde er vom Nerven aus, während die inducirte Rolle völlig über die inducirende geschoben war, tetanisirt. In dieser Weise wurde bis zur Cohäsionsgrenze fortgefahren. Es ergab sich, dass der Muskel immer bereits während der Ruhe, sehr kurze Zeit nach dem letzten Steigen der Belastung, zerriss. Da nun, wenn die Cohäsion während des Tetanus auch nur um Weniges geringer wäre, mindestens in vielen Fällen der tetanisirte Muskel unter einem Gewichte, welches der ruhende noch trug, hätte zerreissen müssen, so ist hieraus zu schliessen, dass die Cohäsion während des Tetanus nicht abnimmt.

Der Beweis, dass die Cohäsion beim Tetanus nicht zunimmt, liesse sich auf ähnliche Art führen, indem man nur die umgekehrte Reihenfolge einhielte, nämlich immer zuerst den tetanisirten Muskel belastete und dann während der Fortdauer der Belastung den Strom unterbräche. Ich habe eine solche Versuchsreihe nicht ausgeführt, da nach den in Hinsicht der Elasticität gemachten Erfahrungen höchstens etwa eine Abnahme der Cohäsion zu gewärtigen war.

Einen Umstand, der anfangs leicht zu Irrthümern Veranlassung geben kann, muss ich noch erwähnen. Wenn entweder die Sehne abreisst oder wenn der Haken der Wagschale die Sehne durchreisst, so beobachtet man, dass dieser Riss immer während des Tetanus stattfindet, und zwar schon dann, wenn das Gewicht noch nicht so bedeutend ist, um jede Verkürzung verhindern zu können. Dass diese leicht zu erklärende Erscheinung mit einer Cohäsionsänderung der Muskeln nichts zu thun hat, versteht sich von selbst.

Meistens reagiren nach Beendigung des Versuches die zerrissenen Muskeln auch auf die stärksten elektrischen Ströme nicht mehr. Gegen die Versuche, in denen dies sich ereignet, kann darum mit Recht der Einwand erhoben werden, dass auch während des Versuches vielleicht schon die Leistungsfähigkeit völlig erloschen und daher das Tetanisiren unwirksam war. Darauf kann geantwortet werden, dass meistens die Muskeln selbst kurz vor der Zerreissung, wenn sie entlastet werden, sich noch zusammenziehen, und endlich beobachtet man sogar in einzelnen Fällen, dass auch die zerrissenen Stücke noch in schwachem

Grade zusammenziehungsfähig sind. Wir sind demnach zu dem Schlusse berechtigt, dass die Cohäsion der Muskeln während ihres Bewegungszustandes ungeändert bleibt.

§. 4.

Ueber den Einfluss constanter galvanischer Ströme auf die Muskeln.

1. Gesetz der Erregung der Bewegungsnerven durch den elektrischen Strom.

Das oberste Gesetz der Erregung der Bewegungsnerven durch den elektrischen Strom ist zuerst von du Bois folgendermaassen in präciser Weise ausgesprochen worden:

„Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit in jedem Augenblicke ist es, auf den der Bewegungsnerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblicke zum anderen, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen, oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren“ *).

Wenn man ausser diesen wenigen Worten sich noch die Verschiedenheit bemerkt, die der constante Strom beim Durchfliessen des Nerven oder Muskels je nach seiner Richtung bedingt (s. Gesetz der Zuckungen, Nr. 2), so hat man in wenigen Sätzen die Grundlinien dieses wichtigen Theiles der Nerven- und Muskelphysik zusammengefasst. Unsere Aufgabe ist es streng genommen nicht, in das Gebiet der Reizversuche uns hier einzulassen; aber indem wir den Einfluss des constanten Stromes auf die mechanischen Eigenschaften der Muskeln bei Schliessung und Oeffnung und während des Geschlossenseins der Kette der Untersuchung unterwerfen, müssen wir auch auf die Formänderungen, die der Muskel hierbei unmittelbar annimmt, unser Augenmerk richten, und es wird sich zeigen, dass wir manches Ergebniss gelegentlich mit in den Kauf nehmen können, was zwar unserer nächsten Aufgabe ferner liegt, was aber, neben dem anderweitigen Interesse, das es gewährt, zuweilen auch für eine nähere Kenntniss des Mechanismus der Muskelzusammenziehung einige vorbereitende Materialien vielleicht an die Hand geben wird. Wir werden also einige anfangs gelegentlich erhaltene, später geflissentlich weiter verfolgte Ergebnisse, die das Gesetz der Nervenerregung und das Gesetz der Zuckungen betreffen, zunächst hier einreihen.

*) Untersuchungen über thierische Elektricität. Bd. I, S. 258.

Wie gross auch die Sicherheit ist, mit der das oben angeführte Gesetz der Nervenerregung durch den elektrischen Strom aufgestellt werden konnte, und wie gross auch der Gewinn ist, den die Nervenphysik daraus gezogen hat, so wird es sich dennoch alsbald zeigen, dass demselben selbst für die Bewegungsnerven keine unbedingte Gültigkeit zukommt.

Wenn man an einen frischen Muskel die in Fig. 4 abgebildete, für die Durchleitung elektrischer Ströme bestimmte Vorrichtung befestigt und den Stahlstab derselben so weit in das Quecksilber herabreichen lässt, dass während der Zuckung der Strom geschlossen bleibt, so macht man, wenn man den Kupferdraht des einen Poles einer constanten Kette an den das obere Muskelende fixirenden Spiess anschraubt und das Quecksilber, in das der Stahlstab taucht, mit einem zweiten Quecksilbernäpfchen in Verbindung bringt, in dem der Schluss der Kette bewerkstelligt werden kann, mit Hülfe des Mikroskopes folgende Beobachtung.

Sowie man die Kette schliesst, zuckt der Muskel; er hat aber im Momente nach vollbrachter Zuckung noch nicht seine vorige Länge erreicht, sondern es bleibt eine geringe Verkürzung zurück, die erst so allmälig sich ausgleicht, dass selbst nach mehreren Minuten der Muskel noch nicht seine frühere Länge angenommen hat, ja die Verlängerung erfolgt, sobald der Unterschied nur noch $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}$ Millimeter beträgt, so langsam, als dies in Folge der blossen elastischen Nachwirkung geschehen würde. — Oeffnet man nun, während diese Wiederverlängerung noch im Gange ist, die Kette, so ist der Erfolg verschieden, je nachdem dabei eine Zuckung erfolgt oder nicht. Im ersteren Falle findet sich die Länge des Muskels unmittelbar nach geschehener Zuckung grösser als zuvor; es ist also, wenn der Muskel sowohl auf Schliessung, als auf Oeffnung der Kette mit Zuckung antwortet, bei der Schliessungszuckung die Verlängerung beträchtlicher als die Verkürzung, vorausgesetzt, dass die Zeit des Geschlossenseins der Kette eine gewisse Grenze nicht übersteigt; lässt man die Kette so lange geschlossen, dass der Muskel sich vollständig zu seiner früheren Länge oder, vermöge der Nachwirkung, sogar über seine frühere Länge hat ausdehnen können, so kehrt er bei der Oeffnungszuckung entweder sogleich oder innerhalb der nächsten Secunden wieder in seine vorige Länge zurück, oder er verlängert sich sogar um etwas Weniges alsbald über dieselbe hinaus; in diesem Falle ist also bei der Oeffnungszuckung die Verlängerung gleich der Verkürzung ebenfalls oder etwas grösser.

Weit interessanter gestaltet sich der Versuch, wenn die Oeffnung der Kette von keiner Zuckung begleitet ist. In diesem Falle sieht man, wenn während der Zeit, in der die frühere Länge noch nicht ganz erreicht ist, die Kette geöffnet wird, im Momente der Oeffnung plötzlich den Muskel sich verlängern und entweder sogleich oder nach

wenigen Secunden seine frühere Länge vollständig wieder erreichen; man hat also hier das schöne Schauspiel, statt einer erwarteten Verkürzung eine Verlängerung eintreten zu sehen *).

Die beschriebenen Erfolge sind im Allgemeinen unabhängig von der Richtung des Stromes; diese ist höchstens auf die Stärke der Schliessungs- oder Oeffnungszuckung und auf den Grad der während des Geschlossenseins der Kette bleibenden Verkürzung von Einfluss, und hinsichtlich der letzteren zeigt sich die im Muskel absteigende Strömungsrichtung gewöhnlich am wirksamsten. Mit Sicherheit lassen sich diese Erscheinungen endlich nur an verhältnissmässig frischen Muskeln beobachten; dies beweist schon genugsam, dass sie nicht etwa auf einer zerstörenden Elektrolyse beruhen, wie man sie durch sehr mächtige Ströme hervorbringen kann, welche, bevor sie die Erregbarkeit des Nerven zerstören, zuweilen kurzdauernde tetanische Zusammenziehung hervorbringen, die Verkürzung in unseren Fällen ist überdies eine viel geringere, und sie verlangt durchaus keine bedeutenden Stromstärken. Andererseits sind aber diese Erscheinungen durchaus nicht so vergänglich und schwankend, dass etwa zur Anstellung der Versuche besondere Raschheit der Präparation oder besonders günstige Beschaffenheit des Präparates verlangt würde, sie lassen sich gewöhnlich an einem und demselben Muskel viele Male hinter einander wiederholen, und es verliert dadurch nur die Verkürzung während des Geschlossenseins der Kette an Intensität und Dauer. Noch öfter lässt der Versuch sich wiederholen, wenn man den Muskel benutzt, der mit dem lebenden Thiere noch in Verbindung steht.

Wenn man, statt durch den Muskel, durch den Nerven den Strom leitet, so beobachtet man die genannten Erscheinungen nicht, wenigstens ist mir dies bis jetzt niemals gelungen. Zwar bleibt auch hier bisweilen nach der Zuckung eine kleine Verkürzung zurück, sie ist aber viel geringer (beträgt nur einige Hunderttheile eines Millimeters) und verschwindet schon innerhalb der nächsten Secunden oder höchstens innerhalb einer Minute wieder vollständig, sie tritt ferner in gleicher Weise bei der Schliessungs- und Oeffnungszuckung auf, bei der ersteren ist sie endlich unabhängig davon, ob die Kette geschlossen bleibt oder nicht, es kann ihr also keinesfalls eine besondere Bedeutung beigelegt werden, sondern sie ist gleichzuachten jener Verkürzung, die man fast nach jeder Zuckung, mag diese auch durch beliebige andere Reize veranlasst sein, beobachtet.

*) Das Gegenstück hierzu wäre, wenn nur die Oeffnungs- und nicht die Schliessungszuckung eintreten würde; bei der Schliessung müsste dann der Muskel langsam sich verkürzen, um nach der Oeffnungszuckung wieder alsbald in seine frühere Länge zurückzukehren. Dieser Fall tritt aber, so lange der Muskel nicht bedeutend durch den Strom verändert ist, niemals ein (s. unten, Gesetz der Zuckungen).

Zur Begründung des Mitgetheilten lasse ich einige Versuchsprotocolle hier folgen, zu deren Verständniss die Bemerkung genügt, dass, wo die genaue Messung der Grösse der Zuckung wegen ihrer Raschheit ausführbar war, diese in Klammer beigefügt wurde; die unmittelbar hinter dieser verzeichnete Verkürzung oder Verlängerung bedeutet hiernach nicht die während der Zuckung stattfindende, sondern die unmittelbar nachher beobachtete Längenänderung.

Erster Versuch.

Musculi adductor-magnus und semimembranosus.

Strom von einem Bunsen'schen Elemente, im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung (0,40). Verkürzung 0,04.
Oeffnung. Zuckung (0,16). Verlängerung 0,04.
Schliessung. Zuckung (0,10). Verkürzung 0,04; nach einiger Zeit frühere Länge.
Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.

Nach kurzer Ruhe:

Schliessung. Zuckung (0,50). Verkürzung 0,02. Nach 12″ frühere Länge.
Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.

Strom im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Zuckung (0,52). Verkürzung nach 24″ 0,22, nach 72″ 0,18.
Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,18.
Schliessung. Sehr schwache Zuckung (0,02), darauf langsame weitere Verkürzung um 0,06.
Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,06.
Schliessung. Plötzliche Verkürzung um 0,02, dann langsame weitere Verkürzung um 0,02.
Oeffnung. Verlängerung 0,04.

Strom im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung (0,30). Verkürzung 0,14.
Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,12.

(Der Versuch wurde mit ganz ähnlichem Resultate mehrmals wiederholt, wobei nur die bleibende Verkürzung und die darauf folgende Verlängerung beim Oeffnen der Kette immer mehr abnahm.)

Schliessung. Zuckung (0,34). Keine Längenänderung.
Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.

Zweiter Versuch.

Dieselbe Muskelgruppe.

Strom von einem Bunsen'schen Elemente, im Nerven absteigend.

Schliessung. Zuckung. Nach einigen Secunden frühere Länge.
Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.

Strom im Nerven aufsteigend.

Schliessung. Keine Zuckung. Länge unverändert.
Oeffnung. Zuckung. Nach einigen Secunden frühere Länge.

Wurde der Strom auf- oder absteigend durch den Muskel geleitet, so trat stets die Schliessungszuckung ein, während des Geschlossenseins der Kette blieb der Muskel dauernd verkürzt, beim Oeffnen derselben zuckte er nicht, sondern kehrte plötzlich wieder zu seiner früheren Länge zurück.

Dritter Versuch.

Musculus adductor magnus.

Strom von zwei Bunsen'schen Elementen, im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Starke Zuckung. Verkürzung 1,24. Nach $4^1/_2$ Minuten Wiederverlängerung 0,80.
Oeffnung. Schwache Zuckung. Verlängerung 0,36.

Strom im Nerven aufsteigend.

Schliessung. Zuckung (0,10). Länge unverändert.
Oeffnung. Zuckung (0,60). Nach einigen Secunden frühere Länge.

Strom im Nerven absteigend.

Schliessung. Zuckung (0,40). Verkürzung 0,02, nach $^1/_2$ Minute frühere Länge.
Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.

Bei mehrmaliger Wiederholung des Versuches bleibt stets der Muskel nach der Schliessung und nach vorübergegangener Zuckung auf einige Secunden um ein Geringes verkürzt, diese Verkürzung verschwindet aber nicht plötzlich beim Oeffnen des Stromes.

Strom im Muskel absteigend.

Schliessung. Starke Zuckung. Verkürzung 0,74. Nach $1^1/_2$ Minuten Wiederverlängerung 0,50.
Oeffnung. Zuckung. Verlängerung 0,34.

Vierter Versuch.

Musculi adductor magnus und semimembranosus vom lebenden Thiere, mit Erhaltung des Nerven.

Strom von zwei Bunsen'schen Elementen, im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,82. Während des Geschlossenseins der Kette fortwährende Zuckungen von 0,02 bis 0,04. Nach 3 Minuten Wiederverlängerung 0,70, nach 6 Minuten 0,80.

Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,04.

Schliessung und Oeffnung. Zuckung. Verlängerung 0,04.

Fünfter Versuch.

Dieselbe Muskelgruppe vom lebenden Thiere, mit Erhaltung des Nerven.

Strom von zwei Elementen, im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,41. Wiederverlängerung nach $1^1/_2$ Minuten 0,24, nach $2^1/_2$ Minuten 0,30, nach $5^1/_2$ Minuten 0,42.

Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.

Strom im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,30. Während des Geschlossenseins öftere geringgradige Zuckungen. Nach einigen Minuten frühere Länge.

Oeffnung. Zuckung. Verkürzung 0,04. Nach einigen Secunden frühere Länge.

Schliessung und Oeffnung. Zuckung. Verkürzung 0,06. Nach einigen Secunden frühere Länge.

Durchschneidung und Exstirpation des Nerven.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,30.

Oeffnung. Keine Zuckung. Plötzliche Verlängerung 0,30.

Schliessung und Oeffnung. Zuckung. Länge unverändert.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,40. Wiederverlängerung nach einigen Minuten 0,30.

Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,06.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,22.

Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,12.

Strom im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,30.

Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,16.

Der Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Resultate wiederholt.

Strom im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,48.

Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,24.

Schliessung und Oeffnung. Zuckung. Verkürzung 0,06, bald wieder verschwindend.

Sechster Versuch.

Dieselbe Muskelgruppe vom lebenden Thiere, nach Durchschneidung des Nerven. — Versuche mit Reizung des Nerven gehen voraus.

Strom von zwei Bunsen'schen Elementen, im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Zuckung (1,30). Verkürzung 0,76.

Oeffnung. Zuckung (0,02). Verlängerung 0,24.

Schliessung. Zuckung (2,04). Verkürzung 0,74. Wiederverlängerung nach 24″ 0,18, nach 4 Minuten 0,20, nach 6 Minuten 0,22.

Oeffnung. Zuckung. Verlängerung 0,08, nach 2 Minuten 0,14.

Schliessung. Zuckung (0,66). Der Muskel verlängert sich alsbald wieder um 0,60 und verkürzt sich dann nochmals langsam um 0,12; diese Länge bleibt 3 Minuten lang constant, sodann:

Oeffnung. Zuckung (0,02). Verlängerung 0,20.

Schliessung. Zuckung (0,72). Der Muskel verlängert sich rasch wieder um 0,68 und verkürzt sich dann langsam um 0,12. Nach 5 Minuten noch dieselbe Länge, dann:

Oeffnung. Zuckung (0,04). Verlängerung 0,14; nach einer Minute wieder die frühere Länge.

Strom im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung (2,40). Verkürzung 0,20. Wiederverlängerung nach einer Minute 0,04.

Oeffnung. Zuckung (0,10). Verlängerung 0,12.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,12. Der Muskel verkürzt sich während der nächsten Minute noch langsam um 0,08; diese Länge bleibt 4 Minuten ungeändert, dann:

Oeffnung. Zuckung (0,12). Verlängerung 0,06.

Schliessung und Oeffnung. Zuckung. Verlängerung 0,04.

Schliessung und Oeffnung. Zuckung. Verlängerung 0,02.

Siebenter Versuch.

Dieselbe Muskelgruppe vom lebenden Thiere, nach Durchschneidung des Nerven.

Strom von einem Bunsen'schen Elemente, im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung (0,36). Verkürzung 0,08.

Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,02.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,04.
Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,04.

Strom im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,14.
Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,04.
Schliessung. Zuckung (0,36). Verkürzung 0,06.
Oeffnung. Keine Zuckung. Verlängerung 0,02.

Achter Versuch.

Musculi adductor magnus und semimembranosus.

Strom von zwei Bunsen'schen Elementen, im Muskel absteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,26. Nach $2^1/_2$ Minuten die frühere Länge erreicht.
Oeffnung. Zuckung. Verkürzung 0,06. Nach $^1/_4$ Minute frühere Länge.
Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,10; nach 1 Minute Wiederverlängerung um 0,04, dann:
Oeffnung. Zuckung. Verkürzung 0,02, nach einigen Secunden frühere Länge.
Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,07. Nach $1^1/_2$ Minuten frühere Länge.
Oeffnung. Zuckung. Verkürzung 0,07; nach einigen Secunden frühere Länge.

Nach einiger Ruhe.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,24. Nach $2^1/_2$ Minuten frühere Länge.
Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.
Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,02. In einigen Secunden frühere Länge.
Oeffnung. Keine Zuckung. Länge unverändert.

In den Fällen, in welchen beim lebenden Thiere der Nerv undurchschnitten bleibt, wie im vierten und im ersten Theile des fünften Versuches, finden während der ganzen Dauer der Schliessung geringe Zuckungen statt, die ohne Zweifel Reflexzuckungen sind, herrührend von der während der Schliessung in den empfindenden Nervenfasern in geringerem Grade andauernden Erregung, die auf subjectiv-physiologischem Wege schon längst ermittelt ist. Diese Zuckungen hören natürlich auf, sowie der Nerv durchschnitten wird. In den Versuchen, wo der Nerv nicht durchschnitten wird, stören zwar jene Reflexbewegungen etwas die Beobachtung, nichtsdestoweniger tritt auch hier

deutlich genug hervor was die Versuche, in denen zugleich der Nerv durchschnitten wurde, zur Evidenz beweisen, dass während der ganzen Dauer des Geschlossenseins der Kette eine Verkürzung zurückbleibt, und dass beim Oeffnen derselben entweder nach geschehener Zuckung oder unmittelbar eine plötzliche Verlängerung erfolgt, die so weit geht, dass der Muskel entweder alsbald oder in wenig Secunden seine anfängliche Länge erreicht hat.

Dieses Ergebniss erhält man, sowohl wenn man den Strom durch den Muskel allein leitet, als auch wenn man gleichzeitig einen Theil des Nerven in den Kreis aufnimmt; es tritt dasselbe hingegen niemals ein, wenn man allein eine Strecke des Nerven einschaltet.

Für diesen abweichenden Befund am Muskel und am Nerven liegen zwei Annahmen bereit: entweder existirt in der That eine wesentliche Verschiedenheit in der Wirkung, welche die Erregung des Muskels selber oder seines Nerven hervorbringt; oder aber es gelingt nicht, den Nerven vermöge seiner leichteren Zerstörbarkeit in einem dem Leben hinreichend nahestehenden Zustande zu erhaschen, um die gleiche Wirkung wahrzunehmen. — Für die letztere Vermuthung könnte sprechen, dass die Wirkung während der Dauer des Stromes auch beim Muskel selbst einige Zeit nach dem Tode allmälig schwindet; doch gewinnt die erstere Vermuthung die grössere Wahrscheinlichkeit dadurch, dass es niemals gelingt, vom Nerven aus auch nur eine Spur ähnlicher Wirkungen zu erzielen, und die über die Verschiedenheit des Elektrotonus der Muskeln und Nerven gemachten Erfahrungen *) scheinen sie noch annehmbarer zu machen.

Schliesslich bemerke ich hier noch, dass, sobald die unter den oben angeführten Umständen beim Oeffnen der Kette eintretende Verlängerung einmal mit Hülfe des Mikroskopes entdeckt war, es auch gelang, sie sogar mit blossem Auge zu beobachten. Dies ist freilich nicht möglich, wo das Oeffnen mit einer Zuckung verbunden ist, wohl aber wo solches nicht der Fall ist, und wo man, wie erwähnt, das unerwartete Schauspiel hat, eine Dichtigkeitsschwankung des Stromes statt von Verkürzung von Verlängerung des Muskels begleitet zu sehen; und auch hier gelingt es natürlich nur dann, wenn die Verlängerung eine nicht zu kleine ist. Jeder Experimentator in diesem Gebiete hat ohne Zweifel schon die Beobachtung gemacht, dass bei sehr schwachen Oeffnungszuckungen häufig die Form des Muskels in einer, von der Form gewöhnlicher Zuckungen abweichenden, aber kaum näher zu beschreibenden Weise sich ändert. Während dort der Muskel sich gleichmässig verdickt und dadurch verkürzt, sieht man hier nur eine leise Bewegung an den Muskelfibrillen. Soche schwache,

*) S. du Bois-Reymond in Report of the British Association at Belfast. London 1853. — Cannstadt's Jahresbericht für 1853, S. 198.

sogenannte Oeffnungszuckungen sind nun häufig nichts weiter als sehr geringgradige Verlängerungen.

Man erkennt leicht, dass durch das Ergebniss, zu dem wir gelangt sind, die Scheidewand, welche die physiologischen Erscheinungen des elektrischen Empfindungs- und Bewegungsvorganges von einander trennte, zum Theil gefallen, und dass nun zwischen beiden eine fernere Analogie ausser den aus der elektrischen Untersuchung uns schon bekannt gewordenen hergestellt ist. Bekanntlich ist es eine auf subjectiv-physiologischem Wege schon längst ermittelte und freilich auch leichter der Beobachtung zugängliche Thatsache, dass Schliessung und Oeffnung den bedeutenderen Schmerz hervorbringen, dass aber auch während des Geschlossenseins der Kette derselbe in geringerem Grade andauert. Das ganz Aehnliche ist uns jetzt für den Muskel bekannt geworden, mit der Einschränkung, dass es nur für seine unmittelbare Erregung, nicht für die Erregung vom Nerven aus Gültigkeit hat. Während also Empfindungs- und Bewegungsnerven eine wesentliche Verschiedenheit zeigen in der Art, wie sie auf den Strom reagiren, verhalten sich Empfindungs- und Bewegungsorgane völlig analog. Beide antworten auf jede Schwankung der Stromdichte, diese mit Muskelzuckung, jene mit Schmerz. Der Strom in beständiger Grösse hat während der Zeit seiner Dauer eine beständige, aber geringgradige Erregung zur Folge, dort dauernde Empfindung, hier dauernde Verkürzung.

2. Gesetz der Zuckungen.

Die oben mitgetheilten Versuche haben zugleich, wie man sich bei genauerer Durchsicht derselben überzeugen wird, einige für das Gesetz der Zuckungen nicht unwichtige Ergebnisse geliefert, die sich in weiter durchgeführten Versuchsreihen bestätigt haben.

Dieses Gesetz findet sich bei du Bois in folgender Form: „Man findet in den meisten Fällen, und auf der mittleren Stufe der Erregbarkeit, dass, je nach der Richtung, in der der Nerv durchflossen wird, bald die Schliessungs- und bald die Oeffnungszuckung stärker ausfällt, ja dass nur die eine, und die andere gar nicht zum Vorschein kommt. Die stärkere Schliessungszuckung gehört dem Strome an, der von dem Ursprunge der Nerven nach ihrer Ausbreitung gerichtet ist, die stärkere Oeffnungszuckung dem entgegengesetzt kreisenden“ *). Aber schon die Abfassung dieses Satzes, der zunächst aus dem Nobili'schen Gesetze der Zuckungen abgeleitet ist, deutet darauf hin, dass ihm keine so unbedingte und zweifelsfreie Gültigkeit zugeschrieben wird, wie dem Gesetze der Nervenerregung; und in der That

*) A. a. O. Bd. I. S. 304.

bietet die reiche Literatur dieses Gegenstandes eine so zahlreiche Menge schwankender und sich widersprechender Ergebnisse, dass man froh darum sein muss, wenigstens ein durchschnittliches Resultat, wie es obiger Satz giebt, aus vielen Schwankungen heraus zu erkennen.

Nichtsdestoweniger verdienen von diesen Schwankungen einige unser besonderes Augenmerk, weil sie an Thieren gewonnen worden sind, die dem unversehrten Leben scheinbar am nächsten standen; du Bois resumirt seinen Bericht hierüber folgendermaassen: „Es giebt Fälle, wo das umgekehrte Gesetz von dem gewöhnlichen Geltung hat. Oft sind diese Fälle mit ausserordentlich hoher Erregbarkeit verbunden; es lässt sich aber zunächst darum noch nicht mit Sicherheit behaupten, dass sie Normalfälle seien, welche den dem unversehrten Leben am nächsten stehenden Zustand der Nerven offenbaren, sondern mehrere Umstände deuten darauf, dass dabei besondere Verhältnisse der Ernährung und Lebensweise (Ritter, Nobili) oder der nachfolgenden Behandlung nach dem Tode (Versuche an Wurzeln und Rückenmarkssträngen überhaupt) vorhanden und mit im Spiele waren. Nichtsdestoweniger ist beobachtet worden, dass Fälle dieser Art sich mit abnehmender Erregbarkeit in solche verkehrten, wo das gewöhnliche Gesetz stattfand (Ritter); es ist daher, bis auf Weiteres, ein Auge darauf zu haben, ob nicht doch dieser scheinbar abnorme Zustand, wie Ritter behauptete, der normale dem Leben am nächsten stehende sei“ *).

Man hat gewöhnlich bei den Zuckungsversuchen eine Strecke des Nerven vom Strome durchfliessen lassen; in diesem Falle findet man in der That, dass bei weitem am häufigsten die Zuckungen bei Schliessung und Oeffnung der Kette nach dem Nobili'schen Gesetze sich richten. Wenn man aber nicht eine Strecke des Nerven, sondern den Muskel dem Strome aussetzt, so gestaltet die Sache sich anders: hier gilt das Nobili'sche Gesetz, so lange der Muskel gehörig leistungsfähig ist, keineswegs, sondern es ist immer, mag der Strom eine absteigende oder eine aufsteigende Richtung haben, die Schliessungszuckung die stärkere, die Oeffnungszuckung ist entweder schwach oder fehlt ganz. — Dieses Resultat habe ich in einer grossen Zahl von Versuchen bei Strömen von der verschiedensten Stärke durchaus constant erhalten, häufig selbst nachdem die Leistungsfähigkeit schon ziemlich gesunken war, und Abweichungen von diesem Verhalten traten nur dann ein, wenn der Muskel längere Zeit dem constanten Strome war ausgesetzt gewesen **).

---

*) A. a. O. S. 406.

**) Nachträglich sehe ich, dass Ad. Fick bereits bemerkt, dass beim lebenden Menschen nach seinen und Orelli's Beobachtungen immer, sowohl bei aufsteigendem als absteigendem Strome, die Schliessungszuckung die stärkere sei, und

Es fragt sich, wie man sich das verschiedene Verhalten des Muskels gegen den Strom, je nachdem er selbst oder ein Stück seines Nerven den Kreis schliesst, zu erklären habe. — Zunächst muss hier der Verdacht beseitigt werden, dass diese Unterschiede etwa bedingt seien durch unerhebliche und zugleich unerklärliche Schwankungen, die verschiedene Präparate oder ein und dasselbe Präparat zu verschiedenen Zeiten zeigen. Dass dies nicht der Fall ist, davon überzeugt man sich leicht, indem man rasch nach einander abwechselnd durch den Muskel und durch den Nerven den Strom leitet; in beiden Fällen werden sich die Zuckungen sehr verschieden verhalten, dort wird das oben mitgetheilte, hier irgend ein anderes, z. B. das Nobili'sche, Gesetz gelten, und man kann diesen Versuch mit dem gleichen Resultate mehrmals nach einander wiederholen. Schaltet man den Muskel sammt seinem Nerven in den Strom ein, so ist das Verhalten meistens dasselbe, als wenn man bloss durch eine Strecke des Nerven den Strom leitet.

Es bleiben demnach nur zwei mögliche Annahmen übrig: entweder rühren jene Unterschiede davon her, dass an und für sich Muskel und Nerv verschieden auf verschiedene Strömungsrichtungen antworten, oder davon, dass es vielleicht gelang, das eine Organ noch auf einer Stufe der Leistungsfähigkeit anzutreffen, auf der sich das andere nicht mehr befand, davon also, dass Muskel und Nerv in verschiedener Zeit nach der Trennung vom Gesammtorganismus absterben. Nach dem Valli-Ritter'schen Gesetze des Nerventodes, nach welchem der Tod von den Centren zu den Nervenstämmen und von diesen zu ihren Verzweigungen weiterschreitet — einem Gesetze, welches auch für den einzelnen vom Organismus getrennten Nerven mit seinem Muskel noch Gültigkeit behält — ist in der That die letztere Vermuthung nicht unberechtigt. Doch wird schliesslich über diese Frage allein die Beobachtung entscheiden können; es wird sich darum handeln, zu ermitteln, ob der dem unversehrten Leben noch möglichst nahe stehende Nerv demselben Gesetze folgt, das wir am Muskel beobachteten, oder einem anderen.

Ich gestehe, dass ich trotz vieler Versuche bis jetzt hierüber zu keinem entscheidenden Resultate gelangt bin. Bei der Einwirkung sehr schwacher Ströme, wie man sie durch den einfachen ungleichartigen Metallbogen oder zwischen Längs- und Querschnitt des Froschmuskels von reizbaren Präparaten erhält, sah ich allerdings am häufigsten die Schliessungszuckung entweder allein oder in vorwiegender Stärke auftreten, mochte der Strom auf- oder absteigend gerichtet sein. Bei einigermaassen beträchtlicheren Strömen waren aber Schlies-

dass demnach der Mensch sich hierin vom Frosche unterscheide, bei dem das Nobili'sche Gesetz maassgebend sei. (Wiener med. Wochenschrift. 29. Nov. 1856.)

sungs- und Oeffnungszuckung gewöhnlich an Stärke nicht zu unterscheiden, und es gestaltete sich der Verlauf im Ganzen nach dem Nobili'schen Schema.

Ueberhaupt macht man die Erfahrung, dass die Stärke des Stromes auf das Resultat vom allerwesentlichsten Einflusse ist, und dass dasselbe ferner durch kürzere oder längere Einwirkung eines Stromes wesentlich geändert wird. Wenn ich es demnach nach meinen Erfahrungen auch für wahrscheinlich halten muss, dass der Muskelnerv, wie der Muskel, im lebenden Thiere die wachsende Dichtigkeitsschwankung des Stromes mit stärkerer Erregung als die sinkende beantwortet, so glaube ich doch, dass eine sichere Entscheidung und ein weiterer Fortschritt in dem Gebiete der Zuckungsversuche nicht möglich ist, bevor die Veränderungen der Erregbarkeit durch geschlossene Ketten genauer studirt sind.

3. Form- und Volumänderung des Muskels bei der Zusammenziehung.

Die einfache Muskelzuckung, die einem momentanen Reiz ihren Ursprung verdankt, ist nicht ebenfalls von momentaner, unmessbar kleiner Dauer, sondern sie hat einen bestimmten, der Messung zugänglichen zeitlichen Verlauf, während dessen die Geschwindigkeit der Zusammenziehung von einem Augenblicke zum anderen eine wechselnde ist. Den Nachweis hierfür hat zuerst in einer classischen Arbeit H. Helmholtz geliefert*).

Helmholtz bezeichnete die mechanische Aeusserung der Muskelthätigkeit (im Gegensatze zur elektrischen, thermischen, chemischen) als Energie des Muskels und stellte sich nun die Frage: in welchen Zeiträumen und Stadien steigt und sinkt die Energie desselben nach momentaner Reizung?

Zur Beantwortung dieser Frage verfolgte er zwei Methoden, die sich gegenseitig gewissermaassen ergänzen.

Die erste dieser Methoden, die gleichzeitig auch von Volkmann**) in Anwendung gebracht wurde, die aber erst später gleichfalls durch Helmholtz***) ihre vollständigere Ausbildung erhielt, ist die Methode der graphischen Darstellung des Verlaufes der Muskelzuckung. Das von Ludwig nach dem Watt'schen Principe construirte Kymographion war zu diesen Zwecken nicht mehr

*) Messungen über den zeitlichen Verlauf der Zuckung animalischer Muskeln u. s. w. Müller's Archiv 1850, S. 276.

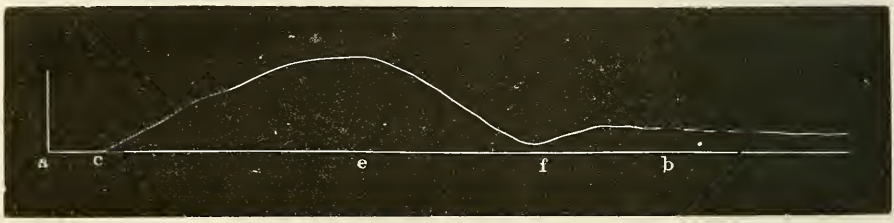
**) Verhandlungen der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig 1851, S. 1.

***) Müller's Archiv 1852, S. 199.

verwendbar, es musste durch ein Instrument von rascherer und gleichmässigerer Umdrehungsgeschwindigkeit ersetzt werden. (Siehe die Beschreibung bei Helmholtz a. a. O.)

Während der Muskelzusammenziehung muss in jedem Augenblicke Gleichgewicht stattfinden zwischen den dabei in Betracht kommenden Kräften, also zwischen den im Muskel thätigen Kräften auf der einen Seite und der Schwere des zu hebenden Gewichtes auf der anderen Seite. Die Muskelspannung, die aus den ersteren resultirt, muss demnach in jedem Augenblicke gleich dem Gewichte sein, das der Muskel trägt. Dieses Gleichgewicht findet statt während des ganzen Verlaufes der Zuckung, bei gleicher Spannung kommt also dem Muskel eine von Moment zu Moment wechselnde Länge zu. Man kann aus diesem Grunde die Curve, die der zuckende Muskel auf den rotirenden Cylinder zeichnet, als Curve der Gleichgewichtshöhen bezeichnen. Eine derartige Curve ist in Fig. 7 dargestellt; in derselben

Fig. 7.



ist die Abscisse $ab = 1/6$ Secunde, und die Ordinaten betragen das Vierfache der wirklichen Muskelzusammenziehung.

Streng genommen ist jedoch jene Bezeichnung nur eine annähernde; denn die Trägheit des Gewichtes verhindert, dass dasselbe unter dem Einflusse der darauf wirkenden Kräfte sogleich seine Gleichgewichtslage einnehme. Wenn man daher unter sehr geringer Reibung, bei sehr leisem Andrücken des zeichnenden Stiftes an den berussten Cylinder, die Curve zeichnen lässt, so besteht das Ende derselben aus Schwankungen um eine veränderliche Gleichgewichtslage und ebenso das Anfangsstück aus abwechselnd concaven und convexen Stellen. Die Fig. 8 giebt eine auf diese Art gewonnene Curve.

Der zeitliche Verlauf der Muskelzuckung lässt sich, wie die Curve zeigt, in drei Stadien sondern. — Im ersten Stadium (ac) nach geschehener Erregung bleibt der Muskel noch völlig in Ruhe, im zweiten (ce) beginnt er sich zusammenzuziehen, und zwar zuerst mit etwas beschleunigter, dann mit immer mehr abnehmender Geschwindigkeit, bis das Maximum der Contraction erreicht ist; im dritten (ef) endlich kehrt der Muskel wieder zu seiner früheren Länge zurück, und dies geschieht anfangs mit zunehmender und gegen Ende der ganzen Con-

traction mit abnehmender Geschwindigkeit. Helmholtz nennt den ersten Zeitraum das Stadium der latenten Reizung, den zweiten

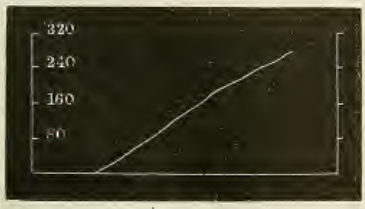
Fig. 8.

das Stadium der steigenden Energie, den dritten das Stadium der sinkenden Energie.

Die zweite Methode, welche die vorliegende Aufgabe von einer anderen Seite aus in Angriff nimmt, besteht, kurz ausgedrückt, in der Messung der Zeitdauer der latenten Reizung bei verschiedenen Spannungen des Muskels, sie bestimmt bei verschiedenen Belastungen die Zeit, welche der Muskel braucht, bis seine Spannung so weit angewachsen ist, dass sie der Schwere des zu hebenden Gewichtes gleichkommt. Diese Methode ist auf das von Pouillet zur Messung kleiner Zeiträume angewandte Verfahren gegründet, wobei die Zeitdauer eines elektrischen Stromes von bekannter Stärke durch seine Wirkung auf einen Magneten gemessen wird; sie beruht im Wesentlichen darauf, dass der den Muskel reizende Strom in demselben Momente wie der zeitmessende Strom geschlossen, und dass der letztere durch den sich zusammenziehenden Muskel selbst unterbrochen wird. Der Muskel ist unterstützt, so dass er erst im Momente der beginnenden Contraction das Gewicht zu tragen anfängt (das Nähere siehe bei Helmholtz a. a. O.).

Reizt man nun den unbelasteten Muskel, so zeigt sich auch hier, dass zwischen dem Momente des Reizes und dem Beginne der Contraction eine messbare Zeit verfliesst, dass also erst einige Zeit (etwa $^1/_{100}$ Secunde) nach der Reizung die Energie des Muskels überhaupt zu steigen beginnt. Die Art aber, wie dann die Energie des Muskels anwächst, können wir uns durch eine Curve versinnlichen, deren Abscissen der Zeit und deren Ordinaten der Spannung des Muskels bei unveränderter Länge proportional sind. Diese Curve (Fig. 9) steigt, nachdem sie die Abscissenlinie verlassen, anfangs concav nach oben und später convex bis zu ihrem Gipfel; nur bis zu diesem lässt die Curve durch den Versuch sich finden, das Sinken der Energie des Muskels bei seiner Wiederausdehnung müssen wir uns aus

Fig. 9.



den zeichnenden Versuchen ergänzen: wahrscheinlich wird die Curve zunächst convex bleiben, später wieder concav werden und endlich sich assymptotisch der Abscissenlinie anschliessen.

Man sollte erwarten, dass die Curve der wachsenden Spannung mit der Curve der Gleichgewichtshöhen identisch sei. In jedem Zeittheilchen während der Zuckung ist der Grad der Verkürzung, den wir nach der ersten Methode messen, proportional der verkürzenden Kraft, die wir vermittelst der zweiten Methode bestimmen durch das ihr gleiche Gewicht; dort messen wir die Verkürzungen der Muskellänge bei gleicher Spannung, hier die Spannungen bei gleicher Muskellänge. Nichtsdestoweniger können die Ordinaten beider Curven einander nicht proportional sein, weil in Folge der Zusammenziehung die Elasticität des Muskels sich vermindert, zum Heben grösserer Gewichte wird also ein bedeutenderes Anwachsen seiner Energie erforderlich sein, oder die grösseren Ordinaten werden in der Curve der Gleichgewichtshöhen verhältnissmässig höher sein als in der Curve der Spannungen.

Der Verlauf der einfachen Muskelzusammenziehung wird durch folgende Verhältnisse näher bestimmt: 1) durch Zustände des Muskels und Nerven, ihre Erregbarkeit und etwaige Ermüdung; 2) durch die Stärke des erregenden Stromes; 3) durch die Raschheit, mit welcher der letztere ansteigt; 4) durch im Nerven bereits vorhandene Veränderungen des elektrischen Molekularzustandes, und endlich 5) durch Reize, die den Muskel treffen und eine neue Zuckung erregen, bevor die erste vollendet ist.

1) Veränderungen in der Erregbarkeit, im Ermüdungszustande bedingen eine Aenderung nicht nur in der Grösse der Zusammenziehung, sondern auch in der Dauer und im ganzen Verlaufe derselben (siehe hierüber §. 8).

2) Mit der Stärke des erregenden Stromes nimmt, alles Uebrige gleichgesetzt, die Grösse der Zusammenziehung zu; ihre Dauer wird aber nicht merklich geändert. Veränderungen in der Stärke des Stromes bedingen also eine gleichmässige Aenderung sämmtlicher Ordinaten der Curve der Muskelzuckung (Eckhard *). Genaueres lässt sich über den Zusammenhang zwischen Stromstärke und Muskelzusammenziehung bis jetzt nicht angeben **).

*) Eckhard, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie. Giessen 1855. Heft I, S. 35.

**) Am allerwenigsten lässt sich aus der Vergleichung des Zinkverbrauches in einer Kette und der durch diese bewirkten Muskelzusammenziehung ein elektrochemisches Aequivalent der letzteren aufstellen, wie dies Matteucci mehrfach versuchte (Annal. de Chim. et de Phys. 1844. 3me Sér. T. XI, p. 403. — Comptes rendus 1856. T. I, Nr. 14). S. die Kritik dieses Verfahrens bei du Bois-Reymond. Bd. I, S. 275.

3) Die Raschheit, mit welcher der Strom von Null bis zu irgend einer Grösse ansteigt, ist, wie schon das Gesetz der Nervenerregung ausspricht, auf die Stärke der Zuckung vom wesentlichsten Einflusse; doch lässt sich auch hier nur so viel aussagen, dass die Grösse der Erregung irgend wie wachse mit der Steilheit, mit der die Dichtigkeitscurve des Stromes sich erhebt, und dass sie selbst bei beträchtlichen Stromstärken Null werden kann, wenn Nerv oder Muskel sehr allmälig in den Stromeskreis eingeschaltet werden.

4) Wir haben bisher vorausgesetzt, dass die Stromesschwankung, welche eine Muskelzusammenziehung hervorruft, von Null ausgehe; es kann aber eine solche auch dadurch erfolgen, dass ein schon vorhandener, den Muskel oder seinen Nerven durchkreisender Strom Schwankungen erfährt, und es erhebt sich sodann die Frage: ist dieser Umstand von Einfluss auf die Stärke der Zuckung? Ist die Anregung zur Bewegung des Muskels durch eine ihrem absoluten Werthe nach gleich grosse Schwankung der elektrischen Dichte verschieden je nach der absoluten Höhe der Ordinaten, zwischen welchen diese Schwankung vor sich geht? —

Diese Frage hat allein für den Nerven ihre theilweise Beantwortung erfahren. — Schon du Bois hatte daraus, dass die Grösse des elektrotonischen Zustandes wächst mit der Stärke des angewandten Stromes und gestützt auf das ziemlich allgemein gültige Princip, dass je weiter eine Veränderung bereits gediehen ist, um so grösser die Kräfte sein müssen, die diese Veränderung noch vergrössern, geschlossen, dass wahrscheinlich die durch eine gegebene Stromesschwankung zu bewirkende Erregung um so kleiner ausfalle, je beträchtlicher die bereits im Nervenquerschnitte vorhandene Stromdichte sei*); erst Eckhard hat aber (denn einige frühere Versuche von Nobili und Matteucci waren nicht entscheidend) hierfür einen directen Nachweis zu liefern versucht, indem er nach der Methode von Helmholtz den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung nach Reizung des Nerven und unter dem Einflusse constanter Ströme von verschiedener Richtung untersuchte**).

Er bezeichnete den Einfluss des constanten Stromes im Allgemeinen als einen lähmenden; es fand sich nämlich, dass die Grösse der durch irgend einen Reiz bewirkten Zuckung während der Einwirkung des constanten Stromes auf den Nerven geringer war, so zwar, dass die Höhe der Ordinaten der Zuckungscurve gleichmässig abnahm, diese hingegen keine wahrnehmbare Verschiebung erlitt, so dass die Dauer der Zuckung ungeändert blieb. Die Zusammen-

*) Band I, S. 294.

**) Beiträge etc. 2. Abhandlg. Ueber den Einfluss des constanten galvanischen Stromes auf die Erregbarkeit des motorischen Nerven.

ziehung, die während der Einwirkung des constanten Stromes erfolgt, würde sich also von der durch den gleichen Reiz, aber ohne Einwirkung des Stromes bewirkten Zusammenziehung ganz so unterscheiden, wie eine durch einen schwächeren Reiz bewirkte Zuckung von derjenigen, die durch einen stärkeren Reiz hervorgebracht wird.

Doch schon in Eckhard's Versuchen zeigte es sich, dass die Bezeichnung „lähmend" keine unbedingte Gültigkeit hat für den constanten Strom, sondern dass in dieser Hinsicht seine Richtung und sein Lageverhältniss zum reizenden Strome noch sehr in Betracht kommt. Es erwies sich die aufsteigende Strömungsrichtung als die vorzugsweise und unter allen Umständen lähmende; der absteigende Strom setzte die Erregbarkeit nur noch oberhalb der durchflossenen Strecke und auf dieser selbst herab, während auf der unterhalb der negativen Elektrode befindlichen Strecke ein Zustand grösserer Erregbarkeit hergestellt wurde.

Mit diesen Ergebnissen stehen die neueren Untersuchungen von Ed. Pflüger *) theilweise im Widerspruche; sie führten zu folgenden Resultaten: a) geht der constante Strom in absteigender Richtung durch eine dem centralen Ende nahegelegene Nervenstrecke, und wirkt die reizende Stromesschwankung, die aufsteigend gerichtet ist, zwischen negativer Elektrode und Muskel ein, so ist während des Geschlossenseins der constanten Kette die Zuckung verstärkt; b) durchfliesst der constante absteigende Strom eine dem Muskel nahegelegene Nervenstrecke und wirkt die reizende Stromesschwankung, die gleichfalls absteigend gerichtet ist, zwischen der positiven Elektrode und dem centralen Nervenende ein, so erleidet die Zuckung durch die constante Kette eine Schwächung; c) geht der constante Strom in aufsteigender Richtung durch das centrale Ende des Nerven, die reizende gleichfalls aufsteigend gerichtete Stromesschwankung durch ein peripherischeres Stück, so erfährt die Zuckung eine Abnahme; d) durchfliesst der constante aufsteigende Strom eine nahe dem Muskel gelegene Nervenstrecke, und die reizende Stromesschwankung, die eine absteigende Richtung hat, eine centralere Nervenstelle, so erhält die Zuckung einen Zuwachs; e) durchfliesst der constante absteigende Strom eine dem centralen Ende nahe Nervenstrecke, und wirkt die absteigend gerichtete Stromesschwankung zwischen negativer Elektrode und Muskel ein, so erscheint die Zuckung gleichfalls verstärkt; f) geht der constante aufsteigende Strom durch eine peripherischere, die ebenfalls aufsteigende Stromesschwankung durch eine centralere Nervenstrecke, so ist die Zuckung wieder verstärkt.

Diese Veränderungen durch den constanten Strom sind im All-

*) Med. Centralzeitung. 1856. Nro. 22. 57. – Henle und Meissner, anatomisch-physiolog. Jahresbericht für 1856, S. 373.

gemeinen um so beträchtlicher, je näher die gereizte und die dem Strome ausgesetzte Nervenstrecke bei einander liegen; mit grösserer Entfernung beider von einander erleidet die Wirkung eine Abnahme und verschwindet endlich gänzlich.

Der Widerspruch zwischen Pflüger und Eckhard ist wahrscheinlich dadurch bedingt, dass der Letztere sich einer constanten Kette von grösserer Stärke bediente; über das Nähere der Abhängigkeit dieser Erscheinungen von der Stromstärke haben daher künftige Untersuchungen zu entscheiden.

5) Von besonderem Interesse ist noch der Fall, wo zwei so rasch auf einander folgende starke Reize den Muskel treffen, dass die erste Zuckung noch nicht vollendet ist, wenn die zweite beginnt; denn dieser Fall bildet den Uebergang zu demjenigen, wo durch sehr viele rasch auf einander folgende Reize eine dauernde, tetanische Zusammenziehung hervorgebracht wird, er ist gleichfalls von Helmholtz näher untersucht worden *). Es ergiebt sich hier das interessante Resultat, dass, so lange die zweite Reizung latent ist, sich beide Vorgänge im Muskel durchaus nicht stören, von da an aber, wo die zweite Reizung wirksam wird, verläuft die Zuckung nahezu so, als wäre der in diesem Augenblicke stattfindende Contractionszustand des Muskels sein natürlicher Zustand und die zweite Zuckung allein eingeleitet worden, bis im Stadium der sinkenden Energie der Muskel zu seinem früheren Ruhestande zurückkehrt. Hieraus ergiebt sich, dass zwei momentane Reizungen die stärkste Zusammenziehung des Muskels dann hervorbringen, wenn ihre Zwischenzeit gleich ist der Länge des Zeitraumes der steigenden Energie. Dagegen wirken zwei nicht stärker als eine, wenn sie unmerklich auseinanderfallen, so dass die Zwischenzeit weniger als $^1/_{600}$ Secunde beträgt. Doch gilt dies nur für verhältnissmässig starke Inductionsschläge, von denen jeder einzelne das Maximum der Reizung hervorbringt; sind die Schläge schwächer, so steigert sich ihre Wirkung, auch wenn sie näher zusammenfallen.

Eine Volumänderung des Muskels während der Zusammenziehung ist schon von früheren Forschern, z. B. von Goddard, Glisson, Swammerdamm, behauptet worden, aber die Versuche, auf die diese Behauptung sich stützte, waren zu unsicher; Swammerdamm z. B. verfuhr in folgender Weise: er brachte das ausgeschnittene Froschherz in ein Gefäss und beobachtete das Sinken und Steigen des Niveaus bei der Contraction und Expansion; doch machte er sich selber den Einwand, den später J. Müller gegen Ermann's

*) Monatsberichte der Berliner Akademie, 1854, S. 328.

Versuche erhob, es möchte die Volumverringerung, die er beobachtete, herrühren von einer Compression der in der Herzhöhle enthaltenen Luft *).

Darum blieben viele Physiologen, wie Borelli, Haller u. A. der Ansicht, dass der Muskel ebensoviel an Umfang zu- als er an Länge abnehme. Erst die Versuche von P. Ermann **) machten es wahrscheinlich, dass der Muskel in der That um eine sehr geringe Grösse bei der Contraction sein Volumen vermindere; er brachte ein Stück vom Schwanze eines Aales in ein Cylinderglas, dessen Stöpsel von einer engen Glasröhre durchbohrt war, so dass jede Niveauänderung in letzterer leicht beobachtet werden konnte; das Aalstück stand mit den Polen einer galvanischen Säule in Verbindung.

Das gleiche Resultat ergaben die mit noch grösserer Vorsicht angestellten Versuche von Marchand und von Ed. Weber ***). — Messende Versuche, die hier von der grössten Wichtigkeit wären, sind jedoch über diesen Gegenstand, ohne Zweifel wegen der sich entgegenstellenden nicht geringen Schwierigkeiten, noch nicht angestellt worden, es lässt sich also nicht angeben, um welchen Bruchtheil seines Volums ein Muskel bei einem bestimmten Grade der Zusammenziehung den Raum, den er einnimmt, vermindert.

4. Ueber einige Veränderungen der Erregbarkeit durch längere Einwirkung constanter galvanischer Ströme.

Ich bin weit davon entfernt, mich hier auf das ganze, noch wenig aufgeklärte Gebiet von Erscheinungen einzulassen, das unter dem Namen der „Modificationen der Erregbarkeit durch geschlossene Ketten“ oder der „Volta'schen Abwechselungen“ bekannt ist; ich beabsichtige hier nur einige Beobachtungen anzureihen, die den Mittheilungen in Nro. 1 und 2 sich unmittelbar anschliessen.

Der schon von Ritter und Volta angestellte Grundversuch dieses Gebietes ist bekanntlich folgender: Wenn man einen Muskel längere Zeit in eine Kette von hinreichender Stärke eingeschaltet lässt, so nimmt die Erregbarkeit für die gerade stattfindende Strömungsrichtung allmälig ab und verschwindet endlich ganz, während die Erregbarkeit für die entgegengesetzte Strömungsrichtung erhalten bleibt oder selbst zunimmt.

Ich habe, wie Alle, die sich mit dem vorliegenden Gegenstande beschäftigten, im Allgemeinen dieses Resultat bestätigt gefunden. Leitete ich durch einen Muskel den Strom von ein oder zwei Bunsen'schen Elementen, so reagirte gewöhnlich nach kurzer Zeit der

*) Swammerdamm, Biblia naturalis, p. 846. — Haller, Elem. phys. T. IV, p. 478. J. Müller, Handbuch der Phys. II, S. 40.

**) Gilbert's Annalen, 1812, Bd. 40, S. 1.

***) Art. Muskelbewegung, S. 52.

Muskel auf die stattfindende Strömungsrichtung nicht mehr, wohl aber auf die umgekehrte; die genauere Messung der Längenänderungen des Muskels nach kürzerem und längerem Durchleiten des Stromes ergab aber einige höchst interessante Thatsachen, über welche die folgenden Versuche berichten, die in derselben Weise wie die in Nro. 1 mitgetheilten, angestellt wurden.

Erster Versuch.

Musculi adductor magnus und semimembranosus vom lebenden Thiere, nach Durchschneidung des Nerven.

Strom von zwei Bunsen'schen Elementen, im Muskel aufsteigend.

Die Kette bleibt geschlossen von 12 h 30′ bis 1 h 30′.

Oeffnung. Langsame Verkürzung um 0,48. — Wiederverlängerung nach einigen Secunden 0,10, nach 1 Minute 0,16.

Schliessung. Plötzliche Verlängerung um 0,14, nach einigen Secunden Weiterverlängerung 0,06.

Oeffnung. Langsame Verkürzung um 0,18; u. s. w.

(Der Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Resultate wiederholt, wobei nur die Verlängerung bei der Schliessung und die Verkürzung bei der Oeffnung des Stromes allmälig an Grösse abnahmen).

Strom im Muskel absteigend.

Schliessung. Langsame Verkürzung um 1,10; allmälige Wiederverlängerung in den nächsten Secunden 0,64.

Oeffnung. Plötzliche Verlängerung 0,30.

Schliessung. Die Kette bleibt geschlossen von 2 h 45′ bis 3 h 15′.

Oeffnung. Verkürzung 0,04, bleibend.

Schliessung ohne Wirkung. Die Kette bleibt geschlossen bis 4 h 45′.

Oeffnung. Zuckung (1,00). Bleibende Verkürzung 0,22. Wiederverlängerung nach 1 Minute 0,10.

Schliessung. Plötzliche Verlängerung 0,04.

Strom im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Zuckung. Verkürzung 0,60. Wiederverlängerung nach einigen Secunden 0,40.

Oeffnung. Verlängerung 0,14.

Zweiter Versuch.

Dieselbe Muskelgruppe vom lebenden Thiere, nach Durchschneidung des Nerven.

Strom von zwei Bunsen'schen Elementen, im Muskel absteigend.

Die Kette bleibt geschlossen von 10 h 43′ bis 11 h 5′.

Oeffnung. Zuckung (0,40), Verkürzung 0,18. Wiederverlängerung nach 1 Minute 0,04.

Schliessung. Zuckung (0,02). Verlängerung 0,02, weitere Verlängerung nach 1 Minute 0,06. Die Kette bleibt bis 11h 40′ geschlossen. Verlängerung während dieser Zeit 0,10.

Oeffnung. Verkürzung 0,44. Allmälige Wiederverlängerung 0,30.

Schliessung. Zuckung (0,02). Verlängerung 0,06. Die Kette bleibt bis 12 h 15′ geschlossen, Verlängerung während dieser Zeit 0,32.

Oeffnung. Verkürzung 0,60. Wiederverlängerung nach einigen Secunden 0,40.

Schliessung. Zuckung (0,02). Verlängerung 0,12. Die Kette bleibt bis 1 h 30′ geschlossen. Verlängerung während dieser Zeit 0,12.

Oeffnung. Verkürzung 0,64. Wiederverlängerung nach 10 Minuten 0,60.

Schliessung, Oeffnung sind jetzt ohne allen Erfolg.

Strom im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Verkürzung 0,20, bleibend.

Oeffnung. Verlängerung 0,20.

(Mehrmals mit dem gleichen Resultate wiederholt).

Strom im Muskel absteigend.

Schliessung, Oeffnung ohne Erfolg. Die Kette bleibt geschlossen von 1 h 40′ bis 2 h.

Oeffnung. Verkürzung 0,20; allmälige Wiederverlängerung um 0,10.

Schliessung. Verlängerung 0,10. — Die Kette bleibt geschlossen bis 4 h.

Oeffnung. Verkürzung 0,04, bleibend.

Schliessung. Verlängerung 0,04.

Strom im Muskel aufsteigend.

Schliessung. Verkürzung 0,04, bleibend.

Oeffnung. Verlängerung 0,06.

Aus diesen Versuchen ergiebt sich Folgendes: Wenn man einen Muskel hinreichend lange Zeit einem constanten Strome von bestimmter Richtung aussetzt, so verschwindet zuerst allmälig jede Reaction auf denselben, weder bei Oeffnung noch Schliessung der Kette tritt eine merkliche Längenänderung ein, lässt man aber die Kette noch längere Zeit geschlossen, so erfolgt nun bei Oeffnung derselben eine Verkürzung, diese geschieht viel langsamer als die Verkürzung

bei einer Zuckung, sie bleibt einige Zeit auf ihrem Höhepunkte, und erst allmälig tritt wieder eine geringe Verlängerung ein; schliesst man nun die Kette, so kehrt der Muskel plötzlich in seine frühere Länge zurück. Kehrt man den Strom um, so tritt im Gegentheil beim Schliessen der Kette eine langsame und bleibende Verkürzung, beim Oeffnen eine Verlängerung ein. Lässt man aber diesen umgekehrten Strom jetzt mehrere Stunden den Muskel durchfliessen, so hat auch hier der Erfolg auf die Schliessung und Oeffnung beider Ströme sich umgekehrt. In dieser Weise lässt der Versuch fast beliebig oft nach einander sich wiederholen und umkehren, wobei nur allmälig die Erfolge schwächer werden und kürzer dauern.

Wir sind somit zu dem interessanten Resultate gekommen, dass ein längere Zeit dem elektrischen Strome ausgesetzter Muskel gerade umgekehrt sich verhält wie ein frischer leistungsfähiger; hier hatten wir Verkürzung bei Schliessung, dauernde Verkürzung während des Geschlossenseins und Verlängerung bei der Oeffnung des Stromes; dort finden wir Verkürzung bei der Oeffnung, bleibende Verkürzung während des Offenseins und endlich Verlängerung bei Schliessung der Kette.

Sehen wir uns nach ähnlichen Wahrnehmungen, die etwa schon von anderen Beobachtern gemacht worden sind, um, so könnte man zuerst vielleicht geneigt sein, eine Angabe Ritter's, des Entdeckers der „Modificationen", hierher zu beziehen*). Er führt an, dass, wenn man durch den Nerven einen schwächeren aufsteigenden Strom nur kurze Zeit leite, dann die Erregbarkeit des Muskels für die stattfindende Strömungsrichtung nicht ganz erloschen sei, sondern derselbe auf das Oeffnen der Kette mit Zuckung antworte; diese sei aber nicht eine einzelne Erschütterung, sondern ein durch kleine oscillirende Zusammenziehungen unterbrochener Tetanus.

Diese Beobachtungen Ritter's lassen sich leicht bestätigen, sie gelingen oft sogar bei stärkeren Strömen, vorausgesetzt, dass man dieselben nur kürzere Zeit einwirken lässt; was man aber beim Oeffnen der Kette beobachtet, ist kein eigentlicher Tetanus, sondern mehrere rasch und unregelmässig auf einander folgende Zuckungen.

Diese Ritter'schen Beobachtungen haben offenbar mit den obigen gar nichts gemein. Ritter beobachtete zu einer Zeit, wo die Erregbarkeit für die stattfindende Strömungsrichtung noch nicht verschwunden war, und ein solches Verschwinden (die „deprimirende" Wirkung gegenüber der „exaltirenden") trat erst ein, wenn er die Beobachtung noch länger fortsetzte. Bei meinen Beobachtungen ist, wie die nähere Durchsicht der Versuche lehrt, diese Grenze schon längst überschritten: wir finden zuerst eine Zeit, wo die bei Oeffnen

*) Du Bois-Reymond, I, S. 365.

und Schliessen der Kette stattfindende Zuckung immer schwächer wird, dann eine Zeit, wo sie ganz ausbleibt, wo der Muskel vollständig unerregbar ist, und hierauf erst folgt die Zeit der umgekehrten Wirkungen; diese werden, innerhalb gewisser Grenzen, um so beträchtlicher, je länger man den Strom durch den Muskel leitet, im Gegensatze zu der Ritter'schen Oeffnungszuckung, die nur erscheint, wenn Stärke und Einwirkungsdauer des Stromes eine gewisse sehr mässige Grösse nicht überschreiten. Endlich ist aber auch, worauf wir unten noch kommen werden, die Art, wie in unseren Fällen die Verkürzung bei Oeffnung der Kette eintrat, eine ganz verschiedene von der, die man beim Tetanus oder bei gewöhnlichen Zuckungen beobachtet.

Weit eher gehört hierher eine Beobachtung von Heidenhain *), die von diesem übrigens eine ganz andere Deutung erfahren hat. Voraus muss bemerkt werden, dass derselbe sich eines sehr starken constanten Stromes (aus durchschnittlich 25 Daniell'schen Elementen) bediente. Er sagt: „Nach nur kurzer Schliessung hat die Oeffnung eine schnell vorübergehende kleine Zuckung zur Folge, nach längerer Schliessung dagegen eine grössere Contraction, welche, schnell ansteigend, so langsam wieder sinkt, dass die Expansion mehrere Secunden dauert. Schliesst man während der allmäligen Expansion den geöffneten Strom wieder, so beschleunigt sich die Ausdehnung des Muskels sichtlich, der constante Strom hebt gewohnter Weise die Muskelthätigkeit auf: wie es mir scheint, ein Beweis dafür, dass eine tetanische Contraction vorliegt, welche unter dem Einflusse des constanten Stromes plötzlich nachlässt" **).

Hier ist die Uebereinstimmung mit meinen Beobachtungen unverkennbar; auch dass die Contraction schnell ansteigt, passt theilweise zu diesen, wenn damit etwa nur ein Vergleich mit der Zeitdauer der Expansion gegeben sein soll; hingegen muss ich bemerken, dass in meinen Versuchen die Zusammenziehung bei weitem langsamer erfolgte als bei einer gewöhnlichen Zuckung oder beim Tetanus, und dass diese Langsamkeit mit der Dauer der Stromeseinwirkung zunahm, trotzdem dass dadurch auch die Grösse der Contraction wuchs. — Offenbar haben auch Heidenhain's Beobachtungen mit der Ritter'schen nichts gemein, hierfür spricht schon die bedeutende Stärke seiner Batterie, die nach Ritter absolut deprimirend wirken müsste. Andererseits waren aber auch in Heidenhain's Versuchen die Muskeln viel kürzere Zeit dem Strome ausgesetzt als in den meinigen, doch ist dieser raschere Eintritt eines ähnlichen Erfolges wohl aus der grösseren Stärke seiner Kette erklärlich.

*) Physiologische Studien. Art. 3.
**) A. a. O. S. 121, 122.

Wenn ich es demnach wahrscheinlich finden muss, dass Heidenhain's Beobachtungen den meinigen analog sind, so kann ich doch Diesem darin nicht beistimmen, dass die Verkürzung bei Oeffnung der Kette einen tetanischen Charakter habe; und dass die Schliessung diese Verkürzung wieder aufhebt, scheint mir hierfür keineswegs ein zureichender Beweis. Mit dem Oeffnungstetanus in den Ritter'schen Versuchen hätte dieser Tetanus gar keine Aehnlichkeit; denn bei jenem ist der Muskel in beständigen fibrirenden Bewegungen begriffen, die mit grosser Raschheit erfolgen. Dies ist hier keineswegs der Fall, sondern hier erfolgt bei Oeffnung des Stromes die Verkürzung verhältnissmässig sehr langsam, sie ist so unbedeutend, dass sie oft mit blossem Auge kaum wahrgenommen werden kann; hat der Muskel bis zum Maximum sich verkürzt, so dehnt er Anfangs etwas rascher, zuletzt aber so allmälig sich wieder aus, dass er noch nach langer Zeit seine frühere Länge nicht erreicht hat. Die ganze Hin- und Herbewegung ist aber nicht nur eine viel langsamere als beim Tetanus, sondern sie geht auch mit weit grösserer Ruhe vor sich; selbst mit dem Mikroskope sieht man nicht das geringste Erzittern, nicht die geringste Längenschwankung, was man sogar beim elektrischen Tetanisiren immer beobachtet, und der Tetanus auf elektrischem Wege ist doch bekanntlich der regelmässigste, der sich nur denken lässt. Auf das, was Heidenhain als Oeffnungstetanus beschreibt, könnte man also keinesfalls anwenden, was Ritter von diesem aussagt*).

Die von uns beobachtete Verkürzung kann endlich unter Umständen von nur mikroskopischer Grösse sein, dies nämlich dann, wenn die Kette nicht viel länger geschlossen war als um eben ihre normale Wirkung aufzuheben, oder aber nach einer sehr langen Einwirkung des Stromes. Man sieht dann den Muskel bei der Oeffnung um $^1/_{50}$ — $^1/_{10}$ Mm. sich verkürzen und diese Verkürzung mehrere Minuten lang entweder in gleicher Grösse oder nahezu in gleicher Grösse andauern. Erst im Momente der Schliessung nimmt er seine frühere Länge wieder an. Vergleichen wir hiermit einen sehr geringgradigen Tetanus, wie er sich z. B. an Muskeln, die nahe daran sind, ihre Leistungsfähigkeit einzubüssen, auf elektrischem Wege erzielen lässt, so verhält sich dieser ganz anders: hier folgt immer die Ausdehnung der Verkürzung noch viel rascher als nach ausgiebigeren Contractionen.

Ich glaube, durch diese Erörterungen die Annahme der tetani-

*) „Fürchterlich ist oft die Spannung, welche alle Muskeln während dieser Zeit erleiden, und doch kann man sie den Augenblick aufheben, wenn man die Kette von Neuem schliesst: der Schenkel sinkt in tiefen Schlaf zurück, aus dem er aber mit jeder neuen Trennung ebenso schrecklich wieder geweckt wird.“ (S. du Bois-Reymond, I, S. 366).

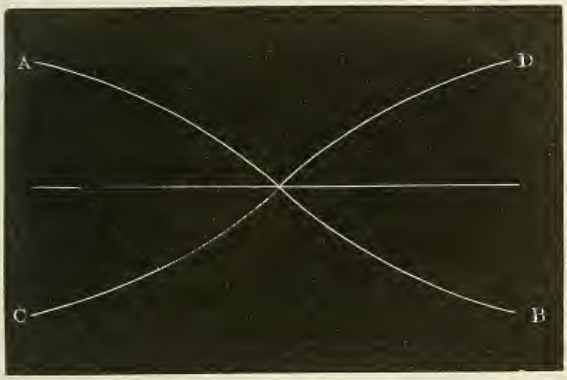
schen Natur der vorliegenden Contraction hinreichend widerlegt zu haben, aber ich muss es auch für sehr zweifelhaft ansehen, ob dieselbe als eine gewöhnliche Zuckung zu betrachten sei; und was hiergegen dringend spricht, ist der viel langsamere Eintritt und namentlich, wenn die Kette geschlossen bleibt, das äusserst langsame Verschwinden derselben, das um so mehr hervortritt, je geringer die Verkürzung ausfällt. — Man wird, wenn die Verkürzung in unserem Falle weder Tetanus noch einfache Zuckung sein soll, vielleicht schon alle möglichen Erklärungsweisen erschöpft glauben, nichtsdestoweniger sind wir noch nicht rathlos, denn ich glaube, wir haben in dem Vorausgegangenen zu einer wenigstens vorerst befriedigenden Erklärungsweise den Schlüssel gefunden.

Wir haben gesehen, dass der Muskel ausser auf Schliessung und Oeffnung auch auf die Fortdauer des Stromes mit Verkürzung antwortet. Wo keine Oeffnungszuckung erfolgte, kehrte der Muskel zwar plötzlich, aber im Verhältnisse zur Blitzesschnelle, mit der die Zuckung vor sich geht, doch langsam in seine frühere Länge zurück; in einigen seltenen Fällen zog sich der Muskel nach vorübergegangener Schliessungszuckung nochmals langsam zusammen, um dann bis zum Oeffnen der Kette verkürzt zu bleiben. — In den vorliegenden Versuchen nach längerer Einwirkung des Stromes haben wir nun gleichfalls Bewegungserscheinungen vor uns, die in Bezug auf Geschwindigkeit des Eintrittes und des Verschwindens ganz analog sich verhalten wie jene Bewegungen, durch welche der Muskel die der beständigen Grösse des Stromes entsprechende Länge annimmt oder verlässt. Aber sie unterscheiden sich von diesen in einem Punkte sehr wesentlich: es entspricht hier die Verkürzung der geöffneten und die Verlängerung der geschlossenen Kette.

Um demnach die Art, wie der Muskel auf die Andauer des Stromes nach kürzerer und längerer Zeit reagirt, uns zu versinnlichen, werden wir auf Abscissen, welche die Zeiten der Einwirkung des Stromes bedeuten, die dauernden Verkürzungen als Ordinaten auftragen (s. die Curve AB, Fig. 10); diese werden mit wachsenden Abscissen immer kleiner und erreichen endlich die Abscissenaxe, dann aber werden sie sogar negativ, sie erstrecken sich nach abwärts von derselben. Die Art, wie der Muskel auf das Offensein der Kette antwortet, wird durch eine dieser ganz ähnlichen Curve (CD) dargestellt werden, die aber die entgegengesetzte Lage hat: zuerst entspricht dem Oeffnen der Kette Verlängerung, und diese wird mit längerer Einwirkung des Stromes immer geringer, die Ordinaten beginnen also nach abwärts von der Abscissenaxe, sie werden mit wachsenden Abscissen immer kleiner, dann Null, indem die Curve die Abscissenaxe erreicht, und endlich positiv, indem sie über dieselbe ansteigt, hier ist das Offensein der Kette von Verkürzung begleitet.

Der Punkt, wo beide Curven sich und die Abscissenaxe schneiden, ist der Zeitpunkt, wo der Muskel sich indifferent verhält, wo die entgegengesetzten Wirkungen in ihm sich so weit compensirt haben, dass er auf die Veränderungen des Stromes scheinbar gar nicht mehr antwortet.

Fig. 10.



Die beschriebenen Veränderungen durch geschlossene Ketten sind im Allgemeinen sehr vergänglich; bleibt die Kette 10 bis 15 Minuten geöffnet, so beobachtet man meistens, dass die Erscheinungen verschwunden sind, und der Muskel ist damit wieder auf jenem Indifferenzpunkte angelangt, er reagirt weder mehr auf Schliessung noch auf Oeffnung der Kette; setzt man ihn dem Strome wieder einige Zeit aus, so erneuern sich die früheren Erscheinungen. Hieraus erklärt es sich auch, dass die bei der Oeffnung eintretende Verkürzung keine bleibende ist, sondern allmälig sich wieder ausgleicht, diese Ausgleichung schreitet in dem Maasse vorwärts, als die Ausgleichung des Zustandes, in dem der Muskel sich befindet, geschieht, ja die letztere kann durch die erstere in der vollen Bedeutung des Wortes gemessen werden; so lange der Muskel in Verlängerung begriffen ist, wird nicht nur diese beschleunigt, wenn man die Kette schliesst, sondern es tritt auch beim Oeffnen wieder Verkürzung ein, und es lässt sich auf diese Weise der Versuch sehr oft nach einander wiederholen; wartet man aber zu, bis der Muskel von selbst seine frühere Länge wieder erreicht hat, so ist er mit einem Male gegen die vorhandene Strömungsrichtung indifferent geworden, er reagirt weder auf Schliessung noch auf Oeffnung, die Wirkung der umgekehrten Strömungsrichtung ist noch nicht ganz aufgehoben, aber bedeutend geschwächt, die Verkürzungen bei der Schliessung betragen hier selten mehr als $^1/_{10} — ^1/_{20}$ Mm.

Endlich ist noch zu bemerken, dass die Erfolge im Allgemeinen davon unabhängig sind, welche Richtung der Strom bei der Dauer seiner Einwirkung im Muskel hat, doch findet, wie auch Heidenhain beobachtete, ein quantitativer Unterschied zu Gunsten der aufsteigenden Richtung statt, der Erfolg ist hier augenfälliger

und tritt gewöhnlich etwas früher ein; aber auch darin unterscheiden sich diese Erscheinungen sehr von dem Ritter'schen Oeffnungstetanus, den man nur bei aufsteigendem Strom beobachtet.

Der Schluss, der aus der Gesammtheit dieser Versuche sich ergiebt, ist folgender: „Wird der Muskel längere Zeit dem constanten Strom ausgesetzt, so schwindet allmälig die Fähigkeit, den Eintritt oder das Verschwinden der stattfindenden Strömungsrichtung mit Zuckung anzuzeigen, und in gleichem Maasse nimmt die Fähigkeit ab, auf das Andauern des Stromes mit dauernder Verkürzung zu antworten, bis endlich beide Null werden. Von da an ist die Zuckungsfähigkeit für immer verschwunden, die Reaction auf die Dauer des Stromes aber erstreckt sich noch auf die entgegengesetzte Seite der Abscissenaxe, und die Grösse dieser Umkehrung wächst innerhalb gewisser Grenzen mit der Zeitdauer der Stromeseinwirkung."

Eine Erklärung dieser merkwürdigen Erscheinungen liegt begreiflich ausserhalb des Bereiches dieser Untersuchungen. Es liegt aber nahe, einerseits an den Elektrotonus der Muskeln, andererseits an die s. g. Peltier'schen Ladungen zu denken, die beide wohl mit unseren Beobachtungen im Zusammenhange stehen, und deren nähere Verfolgung hoffen lässt, dass es gelingen werde, auch die noch so dunkelen „Modificationen der Erregbarkeit" wenigstens in Betreff des Muskels bald dem Verständnisse näher zu bringen.

5. Ueber den Einfluss constanter galvanischer Ströme auf die Elasticität der Muskeln.

Wir wenden uns endlich der uns zunächst liegenden Hauptfrage zu, die hier noch zu beantworten übrig bleibt: welche sind die Veränderungen, die die Elasticität der Muskeln unter dem Einfluss constanter galvanischer Ströme erfährt? — Zu dieser Frage berechtigen uns nicht bloss die über den Einfluss des discontinuirlichen Stromes gemachten Erfahrungen, sondern auch einige aus dem Gebiet der anorganischen Physik bekannte Thatsachen.

Werthcim*) hat nämlich die Entdeckung gemacht, dass der Elasticitätscoëfficient von Metallen während des Durchleitens elektrischer Ströme sich vermindert, diese Aenderung tritt momentan mit dem Schlusse der Kette ein und verschwindet bei der Oeffnung derselben. Es ist hiervon nur ein specieller Fall, dass die Elasticität des weichen Eisens sich vermindert, wenn man es auf elektrischem Wege magnetisirt; dieser Fall unterscheidet sich aber durch den bemerkenswerthen Umstand, dass hier die Veränderung nicht im Momente des Oeffnens der Kette wieder verschwindet, sondern noch einige Zeit andauert.

Wir haben oben gesehen, dass beim Durchleiten des Stromes

*) Annales de chim. et de phys., 3. série, t. XII, 1844, p. 610.

durch den Muskel die Schliessungszuckung, so lange der Muskel noch einigermaassen leistungsfähig und nicht erheblich durch die längere Einwirkung des Stromes verändert ist, durchaus die Norm bildet, die Oeffnungszuckung ist bald vorhanden, bald fehlt sie, und während der Dauer des Stromes ist der Muskel in geringem Grade verkürzt. Man untersucht bei diesem also stets, wenn man unmittelbar nach der Schliessung die Elasticität prüft, nicht nur eine etwa vom elektrischen Strome an und für sich herrührende Veränderung, sondern zugleich den Effect, den die vorausgegangene Zuckung sowie die bleibende Verkürzung auf die Dehnbarkeit vielleicht ausüben kann.

Man findet nun stets die Elasticität vermindert und zugleich unvollkommener geworden; bei mehrmaliger Wiederholung der Dehnungsversuche verschwindet diese Verschiedenheit aber allmälig, und es stellt sich vollständig der frühere Zustand wieder her. Ich führe folgendes Beispiel an, in dem die durch ein Gewicht von zwei Grammen bewirkte elastische Verlängerung (L) und Verkürzung (L') mehrmals nach einander vor, während und nach dem Durchleiten des Stromes gemessen wurde.

L.	L'
0,06	0,05
Schliessung. Zuckung. Bleibende Verkürzung 0,30.	
0,14	0,02
0,08	0,04
0,08	0,04
0,06	0,04
Oeffnung. Schliessung und Oeffnung. Zuckung. Länge unverändert.	
0,09	0,04
0,08	0,04
0,06	0,06

Diese Elasticitätsschwankung ist in Bezug auf Dauer und Intensität nicht erheblich verschieden von derjenigen, welche man nach Erregung von Zuckungen auf nichtelektrischem Wege und vom Nerven aus beobachtet, und über die wir schon im §. 3. des ersten Theiles mehrfache Erfahrungen gemacht haben. Die hier eintretende Elasticitätsänderung ist also wie in jenen früheren Fällen nur als ein Erfolg der Zuckung zu betrachten. Ganz den nämlichen Erfolg beobachtet man, wenn man eine Strecke des Nerven dem Strome aussetzt; wenn aber hier, wie es bei aufsteigendem Strome häufig geschieht, die Schliessungszuckung ausbleibt, so bleibt auch die Elasticität ungeändert; umgekehrt, wenn eine Oeffnungszuckung erfolgt, sei es nun bei Reizung bloss vom Nerven aus oder des Muskels selbst, so tritt auch hier in derselben Weise die Veränderung ein; sie ist aber in diesem Falle und ebenso immer, wenn man allein eine Strecke des Nerven dem Strome aussetzt, minder beträchtlich und kürzer dauernd. Dies hat ohne Zweifel seinen Grund darin, dass unter dem Einflusse der

Gewichte zugleich die während des Geschlossenseins bestehende Verkürzung sich wieder hebt. Man könnte geneigt sein, anzunehmen, dass die letztere allein die Veränderung der Dehnbarkeit bedinge. Dies wird aber sogleich dadurch widerlegt, dass dieselbe auch auf Zuckungen folgt, die vorübergehen, ohne solche bleibende Verkürzungen zu hinterlassen, wie z. B. auf eine Oeffnungszuckung oder auf eine Schliessungszuckung vom Nerven aus, bei welchen beiden nur zuweilen und immer nur rasch vorübergehende Verkürzungen beobachtet werden. Ja, es wird die Elasticitätsänderung beobachtet nach Zuckungen, die unmittelbar von einer Verlängerung gefolgt sind, eine solche sieht man namentlich nach rasch vorübergehenden Oeffnungszuckungen nicht selten eintreten.

Diese Verlängerung selbst kann nur erklärt werden durch die rasche Elasticitätsabnahme; bleibt nach der Zuckung nicht durch andere Ursachen eine Verkürzung fortbestehen, so ist es klar, dass der Muskel unter dem Einfluss seines eigenen Gewichtes sich weiter als früher wird verlängern müssen. Es scheint nach diesem Allen, dass bei einer sehr rasch vorübergehenden Erregung nach geschehener Zuckung entweder die Länge des Muskels ungeändert bleibt oder dieser sogar sich verlängert, dass hingegen bei einer auch nur kurze Zeit andauernden Erregung in der Regel eine Verkürzung einige Zeit lang zurückbleibt.

Dieses Verhalten bietet uns endlich auch den Schlüssel dar zu jenen Erfolgen, die wir nach der Nervendurchschneidung beobachteten. Mit dieser ist immer eine Reizung des Nerven nothwendig verbunden, diese Reizung wird gewöhnlich eine sehr rasch vorübergehende sein, unter Umständen, wenn der Nerv mehr gequetscht oder gezerrt wird, mag sie auch eine kurze Zeit andauern; wir beobachteten darum meistens geringgradige Verlängerung, zuweilen aber auch Verkürzung als unmittelbare Folge; verhältnissmässig viel häufiger tritt aus nahe liegenden Gründen die bleibende Verkürzung nach Unterbindung des Nerven ein.

Es könnte noch der Verdacht zurückbleiben, dass vielleicht dennoch die Einwirkung des constanten Stromes eine geringgradige Elasticitätsänderung bedinge, dass diese aber Anfangs durch die mit der Zuckung verbundene Veränderung verdeckt und später durch die Einwirkung der Dehnungsversuche selbst zum Schwinden gebracht würde; andererseits könnte man denken, dass vielleicht die Wirkung des Stromes eine allmälig erst wachsende sei, dass dieser daher einer längeren Zeit der Einwirkung bedürfe, um eine merkliche Elasticitätsänderung herbeizuführen.

Um über Beides in's Klare zu kommen, ist es nur nöthig die Dehnungsversuche nach verschieden langer Einwirkung des Stromes vorzunehmen. Auch zu diesen Versuchen müssen übrigens lebende Thiere verwendet werden, um dem Einflusse des Absterbens möglichst

lange zu entgehen. Hier beobachtet man nun, dass, so lange die während des Geschlossenseins der Kette bleibende Verkürzung sich nicht vollständig ausgeglichen hat, was gewöhnlich nach 10 bis 15 Minuten geschieht, auch die Elasticitätsschwankung andauert; beobachtet man später, so findet man die Elasticität immer ungeändert, mag man die Einwirkung des Stromes so lange fortsetzen als man will. Erst nach mehreren Stunden tritt eine geringe Elasticitätszunahme ein, ohne Zweifel dadurch veranlasst, dass der Muskel todtenstarr zu werden beginnt.

Diese Thatsachen im Vereine mit denjenigen, welche wir rücksichtlich der Veränderungen während des Tetanus und nach demselben kennen gelernt haben, führen uns zu dem Schlusse: dass jede tetanische oder vorübergehende Zusammenziehung des Muskels eine Nachwirkung hinterlässt, die als eine kurze Zeit andauernde Elasticitätsabnahme bemerkbar wird. —

§. 5.

Ueber die Erregung der Muskeln auf nicht-elektrischem Wege.

Der elektrische Strom ist bei weitem das wichtigste und bestgekannte Erregungsmittel des Muskels; er ist zugleich dasjenige, welches bei öfterer und längerer Einwirkung am mindesten die Functionsfähigkeit des Muskels oder seines Nerven beeinträchtigt. Diejenigen Vorgänge, die von gewissen Centraltheilen des Nervensystems ausgehen und als Innervationsvorgänge bezeichnet werden, fallen höchst wahrscheinlich in ihrem Wesen mit der elektrischen Erregung zusammen. Es giebt jedoch noch eine Reihe anderer Einwirkungen, die, wenn sie den Bewegungsnerven oder Muskel treffen, in diesem Zuckung oder auch mehr oder weniger dauernde Zusammenziehung hervorrufen; sie sind vorzugsweise in ihrer Anwendung auf den Nerven genauer untersucht worden.

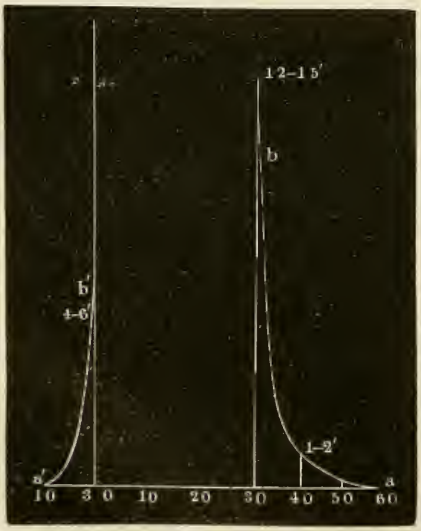
Die auf solche Weise hervorgerufene Zusammenziehung unterscheidet sich in ihrem Einflusse auf die mechanischen Eigenschaften des Muskels durchaus nicht von jener, die durch den elektrischen Strom hervorgebracht wurde. Beim Tetanus in Folge der Einwirkung des Kochsalzes auf den Nerven nimmt z. B. die Elasticität in derselben Weise ab wie beim elektrischen Tetanus, die Zuckung, die durch irgend welche mechanische, chemische oder thermische Reizung hervorgebracht wurde, hat denselben Verlauf, denselben nachwirkenden Einfluss auf die Elasticität des Muskels wie die durch eine elektrische Stromesschwankung hervorgebrachte; sie pflegt endlich durch einen

im Nerven unterhalb der Reizstelle kreisenden constanten Strom von einer gewissen Stärke gleichfalls geschwächt zu werden (Eckhard*).

1) Mechanische Einwirkungen. Jede mechanische Einwirkung auf den Nerven bringt, sobald sie eine gewisse Intensität erreicht, im zugehörigen Muskel Zuckung hervor. Dabei wird entweder der Nerv local zerstört, wie z. B. bei der Durchschneidung, Unterbindung, Zerquetschung, oder die Störung des Gleichgewichts ist nur eine vorübergehende, die Nervenstrecke bleibt functionsfähig; in diesem Falle ist man im Stande, von einer und derselben Stelle des Nerven aus den Muskel auf mechanischem Wege zum Tetanus zu bringen, wenn man nämlich die einzelnen mechanischen Einwirkungen sehr rasch sich folgen lässt (Heidenhain**); während, wenn der einzelne Reiz sogleich zerstörend wirkt, ein Tetanus nur dann möglich ist, wenn rasch nach einander die einzelnen Stellen des Nerven vom centralen bis zum peripherischen Ende zerstört werden***).

2) Thermische Einwirkungen. Jede sehr hohe oder sehr niedrige Temperatur bringt, wenn sie plötzlich einwirkt, Zuckung hervor; zugleich wird dadurch die Nervensubstanz örtlich zerstört. Von ähnlicher Wirkung ist das verschieden temperirte Wasser. Während mittlere Temperaturen desselben den Nerven lange reactionsfähig lassen, zerstören ihn sehr hohe und sehr niedrige Temperaturen alsbald, indem sie eine Zuckung im Muskel hervorrufen. Nach den Untersuchungen von Eckhard†) hält sich der Froschnerv am längsten in Wasser von 0 bis 16° R. Trägt man die Zeiten der Reactionsfähigkeit als Ordinaten auf Abscissen, welche die Temperaturgrade bedeuten, so erhält man eine Curve (Fig. 11), welche von jenem mittleren Maximum nach beiden Seiten, gegen die kälteren und gegen die heisseren Temperaturgrade, immer rascher abfällt, also mit ihrer Convexität gegen die Abscissenaxe

Fig. 11.



*) Beiträge, S. 29.

**) Neue Methode, motorische Nerven auf mechanischem Wege zu tetanisiren, Physiolog. Studien S. 127.

***) Du Bois hat bekanntlich dieses Verfahren in Anwendung gebracht. Thier. Elektr. Bd. II, 1, S. 52.

†) Zeitschrift für rat. Medicin, 1851, Bd. X, S. 163.

gekehrt ist, und welche dort ungefähr bei — 3 bis + 5° R., hier bei 53 bis 54° R. die Abscissenaxe erreicht; beide Temperaturgrenzen sind aber zugleich jene, bei welchen momentan mit dem Eintauchen des Nerven eine Zuckung auftritt. $a\,b$ in Fig. 11 ist das gegen die hohen, $a'\,b'$ das gegen die niederen Temperaturgrade sich erstreckende Stück der Curve.

Es ergiebt sich hieraus, dass der Nerv, in Wasser von verschiedener Temperatur getaucht, in einem Muskel nur dann Zuckung erregt, wenn seine Structur in einer unendlich kleinen Zeit zerstört wird. Daraus erhellt aber weiter, dass die Temperatur als Reizmittel durchaus nicht gleichbedeutend zu setzen ist der Elektricität, nicht jede Temperaturschwankung ruft eine Zuckung hervor, sondern die durch Wärme oder Kälte erregte Zusammenziehung ist lediglich eine Erscheinung, die den localen Tod des Nerven begleitet.

3) Chemische Einwirkungen. Eine Reihe von Stoffen bringt durch ihre chemische Einwirkung auf die Nervensubstanz Zuckung hervor; sie sind gleichfalls von Eckhard*) genauer untersucht worden. Hierher gehören:

a) Die fixen Alkalien. Lösungen von 2 Proc. und mehr Kali oder Natron bringen, auf den Nerven angewandt, stets den zugehörigen Muskel zur Zusammenziehung; bei Lösungen von 0,8 bis 1,8 Proc. ist der Erfolg unsicher, solche von 0,7 bis 0,5 Proc. bringen niemals Zuckung hervor.

b) Die Mineralsäuren. Auch hier ist der Erfolg verschieden nach dem Concentrationsgrade. Salzsäure und Salpetersäure verhalten sich ziemlich analog: von beiden bringen Lösungen von 20 Proc. und mehr Zuckung hervor; bei 11 bis 20 Proc. ist der Erfolg unsicher und unter 11 Proc. bleibt er ganz aus. Die Schwefelsäure ist im Vergleiche hierzu ausgezeichnet durch den hohen Procentgehalt ihrer Zuckung erregenden Lösung; sicher erfolgt die Zuckung erst bei 61 Proc. und mehr, unsicher zwischen 46 und 60 Proc., und verdünntere Lösungen bringen keine Zuckung mehr hervor. Vielleicht wirkt die letztere Säure lediglich durch die bei ihrer Verbindung mit dem Wasser des Gewebes stattfindende Temperaturerhöhung.

c) Gewisse organische Stoffe, z. B. starker Alkohol, wasserfreier Aether, sehr wasserarme Essigsäure. —

Bei allen den genannten Stoffen verhalten sich die verdünnteren Lösungen, die nicht mehr im Stande sind Zuckungen hervorzurufen, keineswegs indifferent gegen den Nerven, sondern dieser stirbt in ihnen, ähnlich wie in den mittleren Temperaturen des Wassers, allmälig ab, während dieses Absterben bei den Zuckung erregenden Lösungen plötzlich geschieht; Temperatur- und Concentrationsgrade entspre-

*) Zeitschrift für rat. Medicin. Neue Folge. 1851, Bd. I., S. 303.

chen somit einander vollkommen. Tragen wir auf die Concentrationen als Abscissen die Zeiten, innerhalb deren der Nerv stirbt, als Ordinaten auf, so erhalten wir, analog wie oben, eine Curve, die mit wachsenden Abscissen immer rascher fällt, und auch hier bezeichnet wieder der Punkt, wo die Curve die Abscissenaxe erreicht, die von momentanem Absterben begleitete Zuckung. Die Wirksamkeit dieser Substanzen beruht also ebenfalls lediglich darauf, dass sie den Nerven local zerstören.

d) Anders verhalten sich die Haloid- und neutralen Salze der Alkalien und Erden, insbesondere das Chlornatrium. Tauchen wir den Nerven in eine Lösung dieser Stoffe, so erfolgt nicht eine momentane Zusammenziehung, gefolgt vom Absterben der angewandten Nervenstrecke, sondern die Zusammenziehung beginnt erst nach einiger Zeit und ist eine mehr oder weniger dauernde, tetanische, die sich aber vom elektrischen Tetanus wesentlich dadurch unterscheidet, dass sie nicht alle Muskelbündel zugleich, sondern dieselben successiv ergreift. Der Nerv verliert durchaus nicht momentan, sondern erst nach längerer Zeit seine Leistungsfähigkeit. Eckhard stellt daher die sehr wahrscheinliche Vermuthung auf, dass diese Stoffe der Nervenröhre Wasser entziehen in Folge der Verwandtschaft, welche sie zu diesem haben, und dass diese Wasserentziehung die Zuckung hervorruft. — Aehnlich den Lösungen dieser Salze wirken Zuckerlösung und eine gesättigte Lösung von Weinsteinsäure.

e) Hieran schliessen sich endlich die Zuckungen, die man durch rasches Eintrocknen des Nerven erhalten kann. Sie treten zuweilen in freier Luft ein, lassen sich aber immer mit Sicherheit unter der Luftpumpe oder dadurch, dass man den Nerven mit einem stark Wasser entziehenden Mittel luftdicht unter eine Glasglocke bringt, bewerkstelligen.

§. 6.

Von der selbständigen Reizbarkeit der Muskelfaser.

Für die Kenntniss des Mechanismus der Muskelzusammenziehung ist die Frage nach den Ursachen derselben von der äussersten Wichtigkeit. Diese Ursachen selbst sind aber nähere und entferntere, und wenn auch die ersteren zunächst noch bei weitem nicht in ihrem ganzen Umfange erkennbar sind, so sind dies doch zum grössten Theile die letzteren. Wir begreifen all' diese entfernteren Ursachen der Muskelzusammenziehung unter dem Namen der Erregungsmittel, und der elektrische Strom, die mechanische, chemische, thermische Reizung sind uns als derartige Erregungsmittel bekannt geworden. Sie alle können, wenn sie einen Theil des Bewegungsnerven treffen, die Zusammenziehung herbeiführen; sie alle ohne Unterschied vermögen sie auch hervorzurufen, wenn sie auf den Muskel selbst unmittelbar ein-

wirken. Da aber dieser von den Ausbreitungen seines Nerven durchzogen ist, so bleibt es vor näherer Prüfung ungewiss, ob irgend ein ihn treffendes Erregungsmittel unmittelbar auf die Muskelsubstanz selbst oder zunächst auf die in ihr verbreiteten Nervenfäden einwirkt, und ob diese die erstere zur Contraction veranlassen, ob also dem Muskel eine selbständige Reizbarkeit zukommt oder nicht? —

Man pflegt anzugeben, dass von Haller zuerst die Frage in dieser Weise gestellt und zugleich beantwortet worden sei, indem er bekanntlich eine Irritabilität der Muskeln behauptete und durch zahlreiche Versuche und Beobachtungen zu beweisen suchte. Es lässt sich jedoch nicht verkennen, dass selbst viel früher schon das Wort Irritabilität, wenn auch in etwas verschiedenem Sinne, gebraucht wurde*), und dass andererseits sogar Haller noch nicht den bestimmten Sinn mit diesem Worte verband, den man heutzutage demselben beizulegen pflegt. Haller's Irritabilitätslehre**) ging zunächst hervor aus der Beobachtung, die weitere Ausbildung, die ihr aber ihr Urheber gab, war wesentlich bedingt durch den Kampf, in den diese Lehre nothwendig mit der damals noch vielfach herrschenden Stahl'schen Schule gerathen musste.

Die Begriffsbestimmung, die Haller von der Irritabilität giebt, übertrifft alle früheren und viele späteren an Klarheit und Präcision. Er sagt: „J'appelle partie irritable du corps humain celle qui devient plus courte, quand quelque corps étranger la touche un peu fortement“***). Er unterscheidet dann von der irritabelen die sensibele Faser: „J'appelle fibre sensible dans l'homme, celle qui étant touchée, transmet à l'âme l'impression de ce contact: dans les animaux, sur l'âme desquels nous n'avons point de certitude, l'on appellera fibre sensible, celle dont l'irritation occasionne chez eux des signes évidens de douleur et d'incommodité“†).

Doch ist Haller keineswegs der Meinung, mit den Worten „irritabel“ und „sensibel“ etwas erklärt zu haben, sie sind ihm nichts weiter als Bezeichnungen für die aufgeführten Erscheinungen, deren Ursachen uns übrigens unbekannt sind††).

---

*) Der Erste, der das Wort Irritabilität in analogem Sinne wie Haller gebrauchte, scheint Glisson gewesen zu sein. (De ventriculo et intestinis. London 1676. Cap. VI, p. 168.) Er schreibt allen Geweben, sogar den Knochen und den Säften des menschlichen Körpers, eine Irritabilität zu.

**) Man vergleiche besonders folgende Werke Haller's: Mémoires sur la nature sensible et irritable des parties du corps animal. T. I — IV. Lausanne 1756 — 1760, Elementa physiologiae, T. IV, Lib. XI. Lausannae 1762, und Opera minora, T. I. Lausann. 1762.

***) Mém. sur la nature sensible etc. T. I, p. 7.

†) Ebend. p. 8.

††) „Motus effectum, corporum nempe translationem videmus, motus naturam ignoramus.“ Elem. T. IV, p. 560.

Haller untersuchte in ungemein zahlreichen Vivisectionen die einzelnen Körpertheile auf ihre sensibelen und irritabelen Eigenschaften. Er findet durchgehends beide ganz unabhängig von einander: Sensibilität zeigen in verschiedenem Grade die meisten Gewebe, und in um so höherem Maasse, je mehr Nerven sich in ihnen verbreiten; die Sehnen, die Dura mater, die Cornea, die keine Nerven haben, sind daher auch gefühllos; Durchschneidung, Unterbindung der Nerven eines Theils hebt das Gefühl in ihm auf. Haller kommt daher zu dem Schlusse, dass der Nerv die Quelle der Sensibilität ist, dies aber nur dann, wenn er mit den Centraltheilen des Nervensystems noch in Verbindung steht*). Die Sensibilität erlischt daher in dem Momente, in dem das Leben aufhört.

Die Irritabilität ist eine viel beschränktere Eigenthümlichkeit thierischer Theile: sie kommt fast allein und in ihren höheren Graden ausschliesslich den Muskeln zu, in geringem Grade zeigen sie die Eingeweide, Chylusgefässe und Arterien; nach dem Tode und ebenso nach der Durchschneidung der Nerven besteht sie noch längere Zeit fort. — Ausser der Irritabilität unterscheidet Haller am Muskel noch drei Eigenschaften, die ebenfalls Bewegungsursachen sind**): die eine ist die Elasticität (vis contractilis), die allen Thier- und Pflanzentheilen mit den Metallen gemein ist, die zweite nennt er „contractio fibrae animalis mortuae", es beruht hierauf die Retraction nach der Durchschneidung, die der Muskel ebenfalls mit anderen Theilen, z. B. dem Bindegewebe, theilt, die ihm aber doch in besonders hohem Grade eigen ist; sie unterscheidet sich von der Irritabilität dadurch, dass sie noch dem schon längere Zeit todten Muskel zukommt und erst beim Eintrocknen desselben verschwindet. Endlich setzt Haller der Irritabilität oder der „vis musculosa insita" noch eine „vis nervosa" entgegen, die darin besteht, dass der Muskel, wenn der Nerv, der in ihm sich verbreitet, gereizt wird, oder unter dem Einflusse des Willens sich zusammenzieht. Diese vis nervosa verschwindet früher nach dem Tode als die vis insita, von der ersteren sind die willkürlichen Bewegungen abhängig, während die unwillkürlichen, wie die des Herzens, der Eingeweide, durch die letztere bedingt sind.

Aus dieser Uebersicht geht genugsam hervor, dass die Haller'sche Irritabilitätslehre nicht verständlich ist, wenn man nicht zugleich seine Sensibilitätslehre kennt. In diesem Dualismus liegt eben sein System. Der Nerv ist ihm die sensibele, der Muskel die irritabele Faser, und der Unterschied zwischen beiden besteht nur darin, dass die letztere unmittelbar durch einen äusseren Reiz in Bewegung ge-

*) Elem. T. IV, p. 295 u. f.
**) Elem. T. IV, p. 140 — 446. 467 u. f.

setzt werden kann, auch wenn sie vom Körper getrennt ist, während die erstere zu ihrer Function nothwendig hat, dass sie mit dem Körper in Verbindung steht, dass also der Wille und die Seele noch ihren Einfluss auf sie ausüben *).

Haller's ganzes Streben geht nun dahin, zu beweisen, dass beide Eigenschaften durchaus unabhängig von einander sind; er weist nach, dass die sensibelsten Theile, dass die Nerven selbst nicht irritabel sind, denn sie werden durch einen Reiz nicht in Bewegung gesetzt, und dass umgekehrt die irritabelsten Theile, wie das Herz, die Eingeweide, die Muskeln, sehr wenig oder gar kein Gefühl zeigen; die geringe Sensibilität, die in ihnen vorhanden ist, rührt lediglich her von der kleinen Menge von Nerven, die sich in ihnen ausbreiten, sie ist nicht an ihre Substanz gebunden.

Diese Scheidung eines irritabelen und sensibelen Elementes war das Neue und das Bahnbrechende in der Haller'schen Lehre, denn zu dieser Scheidung hatte man sich früher nicht zu erheben vermocht, und es vermochten dies nicht einmal diejenigen Zeitgenossen Haller's, die seine Gegner waren und die meist der Stahl'schen Schule angehörten, wie Whytt**), Lecat***) u. A. Man hielt Irritabilität und Sensibilität für nothwendig an einander gebundene, ursprüngliche Seelenvermögen, ja die erstere galt für ein untrügliches Zeichen der letzteren; wenn also ein abgeschnittener Körpertheil sich auf einen Reiz noch bewegte, so glaubte man daraus schliessen zu dürfen, dass er auch den Reiz noch empfinde †). Es ist dies ein Fehlschluss, der jener Zeit nicht zu verargen ist, denn das nicht-physiologische Publikum macht ihn erfahrungsgemäss heute noch.

Die Trennung des Bewegungs- und Empfindungsactes war die grosse That, war der Kern der Haller'schen Irritabilitätslehre. Haller bereitete in physiologischem Gebiete das vor, was Carl Bell später auf anatomischem Felde vollendete. Aber was dieser erst errang, die Scheidung der empfindenden und bewegenden Nervenfaser, das fehlte noch Jenem, und darum musste seine Lehre mangelhaft, ja fehlerhaft bleiben. Die Trennung der Functionen war ihm gelungen, aber die einander entsprechenden Werkzeuge jener Functionen zu finden, das gelang ihm nicht, der Nerv blieb ihm das ausschliesslich sensibele Element, so war das irritabele, das er jenem entgegenstellte, nothwendig die sich bewegende Faser selber. Darum

*) Mém. sur la nature sensible etc. T. I, p. 51.

**) An essay on the vital and other involuntary motions of animals. Edinb. 1751.

***) Dissertation sur la sensibilité et l'irritabilité. Berlin 1765.

†) „Les fibres d'un animal mort, qui se contractent encore sous une piquure, nous prouvent que la sensation à cette piquure y subsiste un certain tems, après que la vie, qui lui a fourni cette sensation, a cessé d'exister dans l'animal." Lecat, a. a. O. p. 298.

war ihm auch seine „vis nervosa“ nicht eine Eigenschaft der Nerven, sondern der Muskeln *). Die Nerven sind ihm nur die Vermittler, die die Befehle des Willens dem Muskel überbringen und so die Contractionskraft in ihm anregen; dies aber geschieht dadurch, dass sie die vis insita verstärken. Als Ursache einer solchen Anregung der vis insita durch die vis nervosa betrachtet Haller ein eigenthümliches, unbekanntes Nervenfluidum, das, ähnlich wie das elektrische Fluidum, die Fleischfaser zur Contraction veranlasse **).

Während die vis nervosa nur selten und zeitweise in Thätigkeit tritt, ist es die vis insita entweder immer oder doch sehr häufig, und oft ohne irgend einen äusseren Reiz; die erstere ist stets von Ermüdung gefolgt, die letztere niemals ***).

Auf die Idee, dass die Bewegung der Muskeln bei Reizung ihrer Substanz gleichfalls nur durch die in ihnen verbreiteten Nerven vermittelt werde, kam Haller, wie es scheint, bei Aufstellung seiner Lehre gar nicht, und auch seine ersten Gegner begannen ihren Angriff durchaus nicht von diesem Gesichtspunkte aus ****).

Man sieht hieraus, dass die Irritabilitätslehre Haller's eine ganz andere war als die heutige, der Punkt, auf den diese das Hauptgewicht legt, kam bei jener noch kaum in Frage. Ja, es ist möglich, dass Haller selbst, wenn es ihm vergönnt gewesen wäre, den zweiten Schritt zu machen, der erst zum Richtigen führte, wenn er wie die sensibele und irritabele Faser so die sensibele und motorische Nervenfaser hätte scheiden lernen, zu einer Ansicht gelangt wäre, die der heutigen Irritabilitätslehre stracks entgegenläuft, neben der aber nichtsdestoweniger vielleicht die damalige Irritabilitätslehre hätte bestehen können, denn Haller selbst ist im Zweifel, ob die Fortpflanzung der Reizung von einer Muskelfaser auf die andere durch das Bindegewebe oder durch die Nerven geschehe †); das Mittelglied der Erregungsfortpflanzung durch die Nerven schliesst also seine Irritabilität keines wegs aus.

Erst allmälig nahm in dem Kampfe, der sich um die Haller'sche Lehre entspann, der Begriff der Muskelirritabilität eine bestimmtere Form an. An die Stelle der Frage, ob Irritabeles und Sensibeles

---

*) Elem. T. IV, p. 516.

**) Ebend. p. 556.

***) In continuirlicher, von keiner Ermüdung gefolgter Thätigkeit befinden sich namentlich die Antagonisten, daher die Verkrümmungen, wenn die Muskeln einer Seite gelähmt sind. (Elem. T. IV, p. 446, 447.) Haller schreibt also auch die Phänomene des sogenannten Tonus seiner vis insita zu.

****) Haller selbst stellt noch in den Elementen der Phys. (T. IV, p. 456) diejenigen, welche die Irritabilität von den Nerven abhängen lassen, in eine Kategorie mit jenen, welche Sensibilität und Irritabilität ganz mit einander vermischen.

†) Elem. T. IV, p. 467.

an einander gebunden seien, trat die andere, ob Muskel und Nerv unabhängig von einander seien oder nicht; sie war erst möglich geworden, nachdem jene erste Frage ihre sichere Beantwortung gefunden hatte, nachdem es nachgewiesen war, dass Empfindung und Bewegung an bestimmte, differente Gewebe gebunden sind. — Von diesem neuen Gesichtspunkte aus scheint zuerst Unzer die Sache betrachtet zu haben *). Dieser geistreiche Arzt bestritt die Irritabilität, insofern man darunter eine selbständige, vom Nerveneinflusse unabhängige Reizbarkeit der Muskelfaser verstand, und er widerlegte die Haller'schen Beweise mit Gründen, welche heute noch ebenso gültig sind wie damals, und welche die Nichtigkeit jener Argumente aufs Entschiedenste darthun. Er zeigte, dass die Fortdauer der Bewegungsfähigkeit auf Reize nach Durchschneidung der Nerven nichts beweise, da ja im Muskel selbst sich noch Nervenfäden befinden, dass das Fehlen der Nerven in manchen muskulösen Organen, z. B. dem Herzen, irrthümlich sei u. s. w. **).

Aehnlich sprachen später Monro ***), Kielmeyer und Pfaff ****) sich aus.

Die Physiologen, die der Irritabilitätslehre entgegentraten, bildeten jedoch zu Ende des vorigen und zu Anfange dieses Jahrhunderts bei weitem die Minderheit. Die Meisten waren ohne triftigere Gründe Anhänger derselben, ohne jedoch dabei immer denselben Sinn mit dem gleichen Worte zu verbinden. So beklagte Haller selbst schon im Jahre 1760 sich weniger über den Widerspruch, den Einige seiner Lehre entgegensetzten, als über den Missbrauch, den man mit derselben trieb †). Diese Schlaffheit des Begriffes erstreckte sich zum Theil noch bis in unsere Zeit. Unter Irritabilität verstand man nicht mehr die Eigenschaft eines Körpertheiles, auf äussere Reize sich zu verkürzen, sondern nur die Eigenschaft, irgend wie durch äussere oder innere Einflüsse verändert zu werden. In dieser Weise sie verallgemeinernd, machten Reil ††), Treviranus †††), Tiedemann ††††) und Andere aus der Irritabilität eine besondere Form oder Erscheinungsweise der Lebenskraft. Reizbarkeit war ihnen „die den lebenden Körpern überhaupt, allen Thieren und Gewächsen, allen ihren Gebilden und selbst schon den Keimen zukommende Eigenschaft, sich

*) Unzer, erste Gründe einer Physiologie. Leipzig 1771.

**) A. a. O. S. 378 bis 388.

***) Structur und Verrichtungen des Nervensystems. Leipzig 1787, S. 67.

****) Ueber thierische Elektricität und Reizbarkeit. Leipzig 1795, S. 263.

†) „Si j'avais à me plaindre, ce serait du trop d'usage qu'on a voulu en faire." Mém. sur les parties sensibles etc. T. IV, p. 97.

††) Reil's Archiv für die Physiologie. Halle 1796. Bd. I, S. 89.

†††) Biologie. Bd. V, S. 291.

††††) Physiologie des Menschen. Darmstadt 1830. Bd. I, S. 685.

für ausser ihnen liegende Einflüsse oder für Reize, die sie selbst hervorbringen, empfänglich zu zeigen" (Tiedemann).

Darin war freilich keine Antwort auf die uns vorliegende Frage enthalten, und die Unbestimmtheit dieser Begriffsbestimmung enthob sie überhaupt der Controverse. — Mehr im Sinne der ursprünglichen Irritabilitätslehre sprachen hingegen Sömmering*) und Bichat**) sich aus. Der Letztere schränkte eher den Begriff der Irritabilität etwas ein. Wie alle Lebensfunctionen, so theilte er auch die Contractilität in eine animalische und eine organische ein. Die erstere hat statt unter dem Einflusse des Nervensystems, die letztere hat ihren Grund im bewegten Organe selbst. Diese organische Contractilität äussert sich namentlich in den Bewegungen des Herzens, des Magens, der Gedärme u. s. w.***). Bichat lässt also hier die willkürlichen Muskeln aus dem Spiele und lässt nur die sogenannten unwillkürlichen Bewegungen gewisser, zum Ernährungsapparate gehöriger Organe durch eine in diesen selber liegende Kraft geschehen.

Gegenüber diesen mehr oder weniger nach subjectivem Gefallen angenommenen Meinungen waren nur wenige Forscher bestrebt, die Sache durch das Experiment zu prüfen und wo möglich zur Entscheidung zu bringen. — Der Erste unter ihnen war Fontana. Er durchschnitt die Schenkelnerven bei Fröschen und beobachtete, dass dann die Schenkelmuskeln dieser Thiere noch nach längerer Zeit sich zusammenzogen, wenn er sie unmittelbar reizte, dass sie hingegen bei Reizung der durchschnittenen Nerven in Ruhe blieben****).

Dieser Angabe trat später Legallois †) entgegen; er fand, dass, wenn er jungen Kaninchen den Lendentheil des Rückenmarkes zerstörte, die ischiadischen Nerven noch „während sehr langer Zeit" (?) reizbar blieben; in Folge dessen erklärte er sich gegen die Irritabilitätslehre.

Sticker ††) wiederholte unter J. Müller's Leitung den Fontana'schen Versuch an zwei Kaninchen und einem Hunde; es ergab sich, dass nach mehreren Wochen nicht nur der Nerv, sondern auch der Muskel functionsunfähig geworden waren. J. Müller bemerkte über-

---

*) Vom Bau des menschlichen Körpers. Muskellehre. S. 29.

**) Recherches sur la vie et la mort. Paris. An. 8, p. 388.

***) Sie zeigen eine „contractilité sensible", die „contractilité insensible," welche eine zweite Unterabtheilung der organischen Contractilität bildet, gehört weniger hierher, als in das Bereich der „tonischen Bewegungen", die demnach Bichat gleichfalls als vom Nervensysteme unabhängig ansieht (z. B. die Bewegungen in den Absonderungscanälen).

****) Fontana, Beobachtungen und Versuche über die Natur der thierischen Körper, übersetzt von Hebenstreit. Leipzig 1785, S. 74.

†) Legallois, Oeuvres compl. Paris 1830, p. 24.

††) Müller's Archiv 1834, S. 202.

dies, dass die Säuren, auf den Nerven applicirt, leichter Bewegung hervorrufen, als wenn sie unmittelbar mit dem Muskel in Berührung kommen*). Aus diesen Gründen erklärte auch er sich gegen die Irritabilitätslehre.

Gegen die Sticker'schen Versuche liess sich jedoch der Einwand machen, dass zu einer vergleichenden Prüfung der Muskeln und Nerven auf ihre Reizbarkeit vielleicht die verflossene Zeit eine zu lange gewesen sei. Aus diesem Grunde wiederholte Longet**) jene Versuche mit der Abänderung, dass er den durchschnittenen Nerven schon in den ersten Tagen nach der Operation mit dem elektrischen Strome prüfte. Hier ergab sich, dass der Nerv stets schon nach dem vierten Tage seine Erregbarkeit eingebüsst hatte, während die Muskeln noch nach zwölf Wochen bewegungsfähig waren.

Zu demselben Resultate gelangte John Reid***), er bewies insbesondere, dass es zum Gelingen dieser Versuche nothwendig sei, die Muskeln durch öftere Reize in Uebung zu erhalten: so erhielt er die Contractilität in den Muskeln der unteren Extremität eines Frosches zwei Monate lang, indem er sie täglich durch einen mässigen galvanischen Strom reizte.

Auch Stannius ****) wiederholte diese Versuche mit dem gleichen Ergebnisse, er fand in einem Falle selbst nach sechsmonatlicher Durchschneidung die Muskeln noch irritabel, während die Nerven schon viel früher nicht mehr erregbar waren, er sah diese stets in centrifugaler Richtung ihren Einfluss auf die Muskeln einbüssen. Wie frühere Beobachter bemerkte er, dass häufig Ulcerationen und Gangränescenz an den gelähmten Gliedmaassen auftreten, er vermuthet, dass dies durch die Zerstörung sympathischer Fäden bedingt sei. — Uebrigens gesteht Stannius selbst zu, dass durch diese Versuche kein Beweis für eine selbständige Muskelreizbarkeit geliefert sei; denn es bleibt immer noch der Einwand möglich, dass, wenn schon der Nervenstamm abgestorben ist, noch seine peripherischen Zweige im Muskel in Integrität sind und vielleicht lange in Integrität bleiben; eine Stütze erhält dieser Einwand durch die Thatsache, dass, gemäss dem Ritter-Valli'schen Gesetze, der Tod in den verschiedenen Theilen des Nervensystemes stets in centrifugaler Richtung vorschreitet. Es müsste daher vor Allem der Beweis geliefert werden, dass die Nervenfäden in einem noch irritabelen Muskel abgestorben sein können.

---

*) Müller's Archiv. S. 214. Lehrbuch der Physiologie. Bd. II, S. 37.

**) Arch. gén. de méd. Janv. 1842, p. 81. — Traité de physiologie. T. I, 2. édit. Paris 1857, p. 24 u. f.

***) L'Institut. 1842. Nr. 377, p. 95.

****) Müller's Archiv 1847, S. 443, und 1849, S. 590.

Einen Weg, der hierzu führen könnte, hat Nasse bereits im Jahre 1839 vorgeschlagen *). Er gründet sich auf die von ihm entdeckte Veränderung der peripherischen Stücke durchschnittener Nerven, hat aber, ohne Zweifel wegen der Schwierigkeit, die sich der Untersuchung peripherischer Nervenfasern entgegensetzt, noch zu keinem Resultate geführt.

Einen anderen Weg hat E. Harless zuerst betreten **). Es ist klar, dass, sobald es gelänge, eine Substanz zu finden, die vermöge irgend welcher chemischen Verwandtschaften das Nervengewebe zerstörte, das Muskelgewebe hingegen vollkommen unverändert liesse, hiermit die Möglichkeit gegeben wäre, unsere Frage auf das entschiedenste zu beantworten. Würde der Muskel nach vollkommener Abtödtung der Nerven noch reactionsfähig bleiben, so wäre damit die Existenz einer Muskelirritabilität erwiesen, und das Umgekehrte im entgegengesetzten Falle. — Harless betäubte nun Kaninchen vollständig durch Schwefeläther, er vermuthete, dass dieser die Nerven durch Entziehung ihres Fettes paralysire. Als Gehirn und Rückenmark der betäubten Thiere blossgelegt und zwischen die Pole eines Inductionsapparates gebracht worden waren, erfolgte kein Tetanus in den willkürlichen Muskeln, dieser erfolgte hingegen, sobald die Muskeln selber in den Kreis gebracht wurden.

So wichtig auch die Idee ist, auf der dieser Versuch beruht, so scheint doch der Schwefeläther nicht die richtig gewählte Substanz gewesen zu sein, wenigstens blieb das Resultat ähnlicher Versuche von Stannius schwankend und zweifelhaft ***), und überdies stand, selbst die Richtigkeit jener Beobachtungen vorausgesetzt, noch in Frage, ob der Aether auch auf die feinsten im Muskel liegenden Nervenverzweigungen einwirke und sie paralysire.

Da entdeckte Cl. Bernard in dem Wooraragifte, dessen chemische und physiologische Eigenschaften er gemeinsam mit Pélouze zuerst untersuchte ****), ein Mittel, dem endlich die gesuchte Eigenschaft zuzukommen schien. Thiere, die mit Woorara vom Blute oder von Wunden aus vergiftet waren, fielen nach wenigen Minuten gelähmt zusammen, ihre Nerven waren abgetödtet, während die Muskeln noch lange Zeit auf den elektrischen Strom reagirten. Hieraus schloss Bernard, dass das Woorara die Nerven tödte, die Muskeln unverändert lasse, und da diese hierbei zugleich reizbar blieben, so schien damit allerdings die Muskelirritabilität bewiesen zu sein.

Aber selbst gegen diese Versuche erhob sich noch der Einwand, es könnten möglicherweise die peripherischen Nervenzweige dem Gifte

*) Müller's Archiv 1839, S. 419.

**) Ebendas. 1847, S. 228.

***) Ebendas. 1847, S. 443.

****) Comptes rendus 1850. T. XXXI, p. 533. Gaz. méd. de Paris 1851. T. VI, p. 271.

eine längere Zeit Widerstand leisten. Namentlich glaubte Eckhard*) dadurch die Existenz der Irritabilität durchaus nicht dargethan, er hielt sie im Gegentheil durch andere, eigene Versuche vollständig widerlegt. Diese Versuche gründeten sich auf seine Erfahrungen über den Einfluss des constanten Stromes auf die Erregbarkeit. Der aufsteigende constante Strom erniedrigt die Erregbarkeit auf der ganzen, unterhalb der positiven Elektrode gelegenen Strecke (womit auch Pflüger's neuere Ergebnisse übereinstimmen). Wird also der Muskel unmittelbar gereizt, so muss, wenn die Reizung nur vermöge der im Muskel verbreiteten Nervenfäden wirkt, die Zuckung während des Geschlossenseins der constanten Kette eine Abnahme erleiden; wirkt der Reiz auf die Muskelsubstanz selbst, so kann der den Nerven durchkreisende Strom von keinem Einflusse sein. — Nun zeigt sich aber in der That, auch wenn der Muskel unmittelbar gereizt wird, die Zuckung durch die constante Kette vermindert. Damit scheint also auf das Bündigste das Vorhandensein einer Muskelirritabilität widerlegt zu sein. Nichtsdestoweniger ist dieser anscheinend so einfache Schluss nicht unbedingt anzuerkennen.

Erstens nämlich liegt es nahe, einzuwenden, dass möglicherweise die Veränderung durch den constanten Strom auch auf die Muskelmoleküle sich fortpflanze. Von grösserem Gewichte ist aber ein zweiter Einwand, der von Pflüger zuerst erhoben wurde. Wenn wir eine Stromesschwankung auf den Muskel einwirken lassen, so erzeugt dieselbe eine Contraction, weil sie erstens die Muskelsubstanz unmittelbar und zweitens die in ihr verbreiteten Nervenfasern erregt, welche letztere ihre Erregung auf den Muskel übertragen. Lähmen wir nun die Nerven durch den Elektrotonus, so fällt die von ihnen ausgehende Mitwirkung bei der Contraction hinweg, diese wird also nothwendig schwächer werden.

Während so das Eckhard'sche Experiment einerseits keineswegs mehr als ein beweisendes gelten kann, so hat auf der anderen Seite in neuester Zeit Kölliker**) den Bernard'schen Versuchen eine grössere Bedeutung gegeben, indem er den Nachweis lieferte, dass die motorischen Nervenfäden im Muskel keineswegs später als die Nervenstämme, sondern viel früher durch das Wooraragift abgetödtet werden, und damit die gegen die Beweiskraft dieser Versuche gemachten Einwände vollständig beseitigte. Er unterband z. B. die Art. und Ven. cruralis am Oberschenkel und trennte dann den ganzen Unterschenkel so ab, dass er nur noch vermittelst des Nerven mit dem Oberschenkel zusammenhing. Wurde nun das Thier vergiftet,

*) Beiträge etc. S. 47.

**) Physiologische Untersuchungen über die Wirkung einiger Gifte. Virchow's Archiv für pathol. Anatomie. Bd. X, Heft 1 bis 3. 1856.

so blieben auf der operirten, des Blutzuflusses beraubten Seite die Muskeln noch mehrere Stunden lang vom Nerven aus reizbar, während sie auf der anderen Seite schon nach wenigen Minuten ihre Reizbarkeit eingebüsst hatten. Darnach ist es unzweifelhaft, dass das Wooraragift die im Muskel verbreiteten Nervenfäden viel früher angreift als die Nervenstämme; da aber trotzdem, wenn von den Nervenstämmen aus die Erregbarkeit schon längst geschwunden ist, der Muskel auf unmittelbare Reizung sich noch kräftig contrahirt, so ist hiermit das Vorhandensein einer selbständigen Reizbarkeit der Muskelfaser als erwiesen zu betrachten.

Von ganz analoger Wirkung fand Kölliker das Coniin. Mit dem letzteren Gifte stellte ich, da mir kein Woorara zu Gebote stand, mehrere Versuche an, deren Ergebnisse vollständig mit den von Kölliker erhaltenen übereinstimmten; auch hier überzeugte ich mich durch die Unterbindung der Gefässe, dass die peripherischen Nervenfäden früher paralysirt werden als die Nervenstämme, während in allen Fällen die Muskeln noch lange Zeit reizbar bleiben. Das Resultat dieser Vergiftungsversuche ist so in die Augen fallend, dass, wie ich glaube, für denjenigen, der sie einmal gesehen hat, nicht der leiseste Zweifel mehr bleiben kann, wie er sich in der Irritabilitätsfrage zu entscheiden habe.

Noch muss ich bemerken, dass, wie Kölliker zuerst beobachtet hat, die von Muskeln nach Abtödtung ihrer Nerven erhaltenen Zuckungen auch in ihrer Form sich sehr von gewöhnlichen Zuckungen unterscheiden. Sie sind stets local, nur auf die unmittelbar gereizten Fasern beschränkt und nie auf den ganzen Muskel sich ausbreitend. Kölliker bemerkt überdies, dass sie Aehnlichkeit haben mit tetanischen Contractionen; es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass derselbe hier schon die unter dem Einflusse des constanten Stromes statfindende dauernde Verkürzung unter den Augen gehabt hat. Da die letztere nur der unmittelbaren Muskelreizung zukommt, so könnte dieselbe vielleicht mehr in die Augen fallen, wenn die Nervenreizung hinwegfällt. — Uebrigens scheint mir jenes früher erhaltene Ergebniss der so verschiedenen Wirkung des constanten Stromes auf den Muskel, je nachdem er ihn selbst oder nur eine Strecke seines Nerven durchfliesst, ein ferneres Moment zu sein, das bei der Irritabilitätsfrage in Betracht kommt, und das gleichfalls als ein Gewicht zu Gunsten der selbständigen Reizbarkeit der Muskelfaser in die Wagschale fällt.

Man untersucht gewöhnlich die Muskeln auf ihre Irritabilität, indem man als Reizmittel sich des elektrischen Stromes bedient. Ohne Zweifel ist es aber auch von Wichtigkeit, die verschiedenen anderen Methoden der Reizung in Anwendung zu bringen. Ich untersuchte daher stets die Muskeln der mit Coniin vergifteten Thiere zugleich auf ihre Reactionsfähigkeit gegen chemische Reize; gewöhnlich be-

diente ich mich hierzu des Kochsalzes, das, gepulvert auf einen Muskel aufgestreut, bekanntlich sehr bald Zuckungen in demselben hervorruft. Suchte ich nun einen vergifteten Muskel, der auf elektrische Schläge noch vollkommen kräftig reagirte, in dieser Weise auf chemischem Wege in Erregung zu versetzen, so blieb dieses Bestreben stets erfolglos; der Muskel blieb vollkommen ruhig, während die Muskeln eines längere Zeit vorher getödteten Thieres auf das schönste den gewöhnlichen Kochsalztetanus zeigten. Am augenfälligsten war dieses Ergebniss, wenn der Versuch in folgender Weise ausgeführt wurde.

Einem Frosche wurden auf der einen Seite die Art. und Ven. cruralis unterbunden, auf der anderen Seite unversehrt gelassen, dann wurde das Thier mit Coniin vergiftet. Präparirte ich jetzt, sobald das Thier todt war, die beiden Gastrocnemii heraus, so konnte der Muskel der Seite, welcher das Blut war vorenthalten worden, alsbald durch Aufstreuen von Kochsalz in Zuckungen versetzt werden, während der Muskel der anderen Seite hierdurch vollständig in Ruhe blieb. Auf den elektrischen Strom reagirten beide. — Hieraus ergiebt sich, dass die elektrische und die auf chemischem Wege hervorgebrachte Erregung sich in ihrer Einwirkung auf die Muskelfaser wesentlich von einander unterscheiden.

Hiervon kann man sich noch auf einem viel einfacheren Wege überzeugen, und es ist dieser Weg zugleich derjenige, auf welchem ich zuerst zu diesen Versuchen geführt wurde.

Nimmt man einen Muskel und bringt ein Körnchen Kochsalz auf eine Stelle desselben, die etwas entfernter von grösseren Nervenzweigen liegt, so dauert es geraume Zeit, bis der Muskel in Zuckung geräth; bringt man dagegen das Kochsalz in die Nähe von grösseren Nervenzweigen, so treten die Zuckungen schon in wenigen Secunden ein. Nimmt man z. B. zwei Gastrocnemii vom Frosche und legt den einen auf seine vordere platte Seite, auf der sich die Nervenzweige befinden, den anderen auf seine hintere convexe Seite, und bringt man nun auf beide ein Stückchen Kochsalz in der Nähe des oberen Muskelendes, so wird der Muskel, dessen vordere Seite man gereizt hat, sogleich, der Muskel, dessen hintere Seite man gereizt hat, aber erst nach längerer Zeit in Zuckung verfallen. — Würde nun das Chlornatrium dadurch wirken, dass es die Muskelfaser unmittelbar zur Contraction anregte, so müssten in beiden Muskeln die Zuckungen sogleich und gleichzeitig auftreten; und wenn auch der Muskel, in dem der Reiz Muskelsubstanz und Nerven alsbald gleichzeitig trifft, anfänglich die stärkere Zuckung zeigen dürfte, so müsste doch am anderen Muskel sogleich wenigstens eine Spur einer Zusammenziehung bemerkbar sein; dies war aber in meinen Beobachtungen niemals der Fall. Es ist sonach im höchsten Grade wahrscheinlich, dass der Zeitunterschied in dem Eintritte der Zuckungen daher rührt, dass das auf endosmoti-

schem Wege in den Muskel eindringende Kochsalz im einen Falle eine grössere Strecke zurückzulegen hatte, um zu Nervenzweigen zu gelangen, als im anderen.

Ein noch augenfälligerer Versuch ist folgender. Man nehme einen Muskel, der ziemlich lang und dabei dünn ist, und dessen Nerven nur an einem Ende in ihn eintreten. Bringt man auf dasjenige Ende dieses Muskels, von dem aus die Nervenverzweigung statthat, ein Stückchen Kochsalz, so treten alsbald sehr lange dauernde Zuckungen ein, bringt man aber das Kochsalz auf das entgegengesetzte Ende, so bleiben die Zuckungen vollständig aus, man sieht sie nicht eintreten, wie lange man auch zuwarten mag. Zu diesem Versuche eignet sich z. B. der Musc. tibialis anticus vom Frosche. Präparirt man die Muskeln beider Seiten heraus, und applicirt man das Kochsalz auf das obere Ende des einen und auf das untere Ende des anderen, so verfällt der erstere alsbald in Zuckungen, der letztere niemals. Der Grund, dass im zweiten Falle auch nach längerem Zuwarten keine Zuckungen eintreten, liegt ohne Zweifel darin, dass das Kochsalz sämmtliche Nervenröhren von der Peripherie nach dem centralen Ende zu zerstört, dass also, wenn die grösseren Nervenästchen zur Contraction angeregt werden, ihre peripherischen Verzweigungen bereits paralysirt sind.

Zu demselben Ergebnisse gelangt man, wenn man den Muskel durch irgend welche andere Mittel reizt, nur ist es, wenn diese flüssig sind, schwierig, den Reiz auf eine hinreichend umschriebene Stelle zu beschränken, und kann dies leicht zu Täuschungen Veranlassung geben. — Mechanische und thermische Reize sind, auf den Froschmuskel angewandt, von zu unsicherem Erfolge, als dass es sich damit zu einer Entscheidung kommen liesse; doch ist die Vermuthung, dass sie analog wie der chemische Reiz sich verhalten, Angesichts so mancher anderen Aehnlichkeit wohl nicht zu gewagt.

Das Resultat unserer Versuche lässt sich demnach in folgendem Satze zusammenfassen:

Selbständig reizbar ist die Muskelfaser nur durch den elektrischen Strom; jeder andere Reiz bewirkt eine Zusammenziehung allein, wenn er auf den Nerven einwirkt. Auf den Nerven wirkt aber nicht nur der elektrische Strom als Erregungsmittel, sondern ausserdem jeder Einfluss, der eine tiefergreifende Störung seines Molekularbaues bedingt, und der darum meist vom örtlichen Tode des Nerven begleitet ist.

Dieses Resultat ist um so wichtiger, wenn man bedenkt, dass die Erregung des Muskels durch den Nerven höchst wahrscheinlich nur auf elektrischen Stromesschwankungen in diesem beruht, also mit der unmittelbaren Erregung mittelst des elektrischen Stromes ihrem Wesen nach zusammenfällt.

§. 7.

Zur Theorie der Muskelkräfte.

Es lässt sich nicht verkennen, dass in dem Vorigen einige Anhaltspunkte enthalten sind zur Beurtheilung der bei der Zusammenziehung im Muskel thätigen Kräfte; wir werden jedoch mit unseren Schlüssen nicht weiter zu gehen wagen, als es uns die erhaltenen Resultate unmittelbar erlauben, denn es ist kein Verdienst, die Wissenschaft mit unbegründeten Hypothesen zu bereichern, um so weniger, als uns deren gerade in diesem Gebiete schon die Fülle vorliegt*). Es dürfte in der That hierin bereits beinahe Alles erschöpft sein, was die menschliche Phantasie nur zu ersinnen vermag; und, wenn es sich nur darum handelte, anzugeben, auf welche Art ein Körper kürzer und zugleich dicker werden kann, so wären alle Hypothesen gleich berechtigt. So kann man sich mit William Croone die Muskeln aus Sphäroiden zusammengesetzt denken, welche in der Ruhe ihre grossen Axen der Länge nach richten und bei der Zusammenziehung sich um 90 Grad drehen; man kann mit Wharton Jones die Bow'mann'schen Primitivscheiben der Muskeln unter dem Einflusse von Strömen in den Nerven zu Elektromagneten werden lassen, die sich gegenseitig anziehen; man kann mit Prévost und Dumas sich die Endschlingen der Nerven als parallel gerichtete Leiter ins Muskelgewebe eingebettet denken, die, sowie sie durchströmt werden, Anziehungen auf einander ausüben; oder es lassen sich die Muskelprimitivfasern als Helikoïden betrachten, deren einzelne Windungen sich nähern, sowie ein Strom sie durchfliesst, wie dies noch neuerdings Petrina demonstrirte**). Es ist keine Frage, dass auf all' diese verschiedenen Arten möglicherweise der Muskel sich verkürzen könnte, sehr zweifelhaft aber, ob er es wirklich thut, denn schon die anatomischen Voraussetzungen, auf denen der grösste Theil jener Hypothesen beruht, sind unhaltbar, und noch viel mehr die physiologischen.

An eine wirkliche Theorie der Muskelcontraction werden wir heute viel strengere Anforderungen stellen als früher, um so mehr, da sich nicht verkennen lässt, dass durch die elektrische Untersuchung schon ein Schritt geschehen ist, der uns hoffen lässt, in nicht zu langer Frist zu einer Vorstellung über die bei der Muskelzusammen-

*) Wer an den verschiedenen älteren Theorien der Muskelzusammenziehung Interesse nimmt, findet dieselben in reichlicher Menge bei Haller zusammengestellt (Elem. Phys. T. IV, p. 514 bis 563). Die hauptsächlichsten aus neuerer Zeit hat du Bois-Reymond gesammelt (Thier. Elektr. Bd. II, 1, S. 4 bis 11).

**) Sitzungsber. der Wien. Acad. 1852. Bd. X, S. 133 und 134.

ziehung wirksamen Vorgänge zu gelangen, die eine ebenso grosse wissenschaftliche Berechtigung hat wie die Ampère'sche Theorie in der Elektricitätslehre.

Was wir unsererseits zunächst aus unseren Versuchen erschliessen können, ist Folgendes.

Es ist keine Frage, dass die bei der Muskelzusammenziehung thätigen Kräfte ähnlich wie diejenigen, auf welchen die Cohäsion, die Elasticität beruht, nur in kleinsten Distanzen wirksam und in diesen von sehr bedeutender Grösse sind, für jede merkliche Entfernung aber verschwindend klein werden. Das den Muskelkräften Eigenthümliche ist ferner, dass sie bloss zeitweise, unter dem Einflusse bestimmter äusserer Ursachen, die auf den Muskel selbst oder seinen Nerven statthaben, in Wirksamkeit treten, und dass sie bloss in einer Richtung, in der Richtung der Länge des Primitivbündels, wirksam sind.

Die erste Idee, die man sich von der Natur der Muskelkräfte machen könnte, wäre nun die, es beruhten dieselben auf einer zeitweisen, in der bestimmten Richung stattfindenden Steigerung der den Massetheilchen an und für sich anhaftenden, aus den zwischen den Aethertheilchen und Atomen bestehenden Wirkungen resultirenden Anziehung, also lediglich auf einer Steigerung der Elasticität in der Längsrichtung des Muskels. — Diese Vorstellung wird aber alsbald dadurch widerlegt, dass die Elasticität während der Zusammenziehung erwiesenermassen nicht zunimmt. Was die Muskelzusammenziehung bewirkt, müssen also andere Anziehungskräfte sein als diejenigen, auf denen die mechanische Constitution der Körper beruht. Ihre weitere Erforschung fällt darum auch nicht mehr in das Bereich der vorliegenden Untersuchungen.

Sehen wir daher von dieser Grundfrage vorerst ab, so wäre das einfachste Verhalten der Elasticität offenbar dieses, dass sie, da wir uns ja überzeugt haben, dass eine Steigerung derselben bei der Zusammenziehung nicht wirksam ist, während der letzteren ungeändert bliebe. Dies ist jedoch, wie wir erfuhren, keineswegs der Fall, sondern die Elasticität nimmt sogar ab. Wie sollen wir versuchen, diese Abnahme uns zu erklären?

Offenbar könnte man zunächst geneigt sein, die Elasticitätsverminderung als einen Molekularvorgang zu betrachten, der, ähnlich wie die negative Stromesschwankung, nothwendig mit dem Tetanus verbunden ist, und solche diesem an und für sich zukommende Molekularvorgänge werden eintreten unabhängig von der Form des Muskels, sie werden auch dann noch sich zeigen, wenn dieser durch äussere Widerstände verhindert ist, sich zusammenzuziehen, und solches ist mit der negativen Stromesschwankung, wie wir wissen, in der That der Fall. Aehnlich scheint sich auch Ed. Weber vorgestellt zu haben, dass die Elasticitätsschwankung ein dem Bewegungszustande

an und für sich zukommender Molekularvorgang sei; er sagt: „die Veränderung, welche die Muskeln beim Uebergange von der Unthätigkeit zur Thätigkeit durch den Einfluss des Lebens erfahren, besteht in einer Aenderung ihres Aggregatzustandes. Der Einfluss des Lebens auf den Muskel ist ein ähnlicher, wie der Einfluss der Wärme auf alle festen Körper, und ist nur viel grösser. Jener Einfluss des Lebens besteht nämlich in einer Abnahme der Länge und Zunahme der Dicke des Muskels, wenn äussere Kräfte es nicht verhindern, und zugleich in einer Verminderung seiner Elasticität, während der Einfluss der Wärme zwar auch in einer Verminderung der Elasticität, verbunden aber mit einer Vergrösserung aller seiner Dimensionen, besteht, wenn sie nicht durch äussere Kräfte gehindert wird. Diese doppelte Weise, in welcher der Einfluss des Lebens auf die Muskeln, gleichwie der Einfluss der Wärme auf alle festen Körper hervortritt, nämlich durch Aenderung der natürlichen Form und durch Aenderung der Elasticität, muss ihren gemeinschaftlichen nächsten Grund in einer eintretenden eigenthümlichen Modification des inneren Gefüges oder des Aggregatzustandes haben, in welchem die kleinsten Theile des festen Körpers einander in Gleichgewicht halten“*).

Wir haben gesehen, dass diese Ansicht nicht haltbar ist, wir haben uns überzeugt, dass trotz der Molekularstürme, welche den stromprüfenden Mitteln sich anzeigen, der Muskel auch in elastischer Hinsicht sich in der ungestörtesten Ruhe befindet, sobald die ruhende Form ihm abgezwungen wird, die Elasticitätsänderung tritt nur *während* der Zusammenziehung auf, und sie wächst nach einem unbekannten Gesetze mit der Grösse derselben. Der Schluss, dass die Elasticitätsverminderung nur in *Folge* der Zusammenziehung auftrete, ist zu naheliegend und, wie ich glaube, auch nicht allzu kühn, als dass er hier nicht ausgesprochen werden dürfte. Schwieriger aber ist die Beantwortung der Frage: *wie* haben wir uns den Mechanismus der Elasticitätsveränderung zu denken?

Um hierüber eine Vermuthung äussern zu können, ist es nothwendig, dass wir uns an den früher festgestellten Begriff der Elasticität erinnern. Eine Kraft, die der Formänderung in jeder Richtung, ebensowohl der Zusammendrückung wie der Ausdehnung, sich widersetzt, kann keine einheitliche Kraft sein, sie muss nothwendig als die Resultante einer Anziehung und einer Abstossung betrachtet werden, die mit der Entfernung nach einem übrigens verschiedenen Gesetze wachsen, so dass für jede gegebene äussere Gewalt nur *eine* Form existirt Nehmen wir nun an, dass ein Theil der Moleküle plötzlich noch mit einer zweiten, von der Elasticität unabhängigen Anziehungskraft in irgend einer Richtung ausgerüstet werde, so wird der Körper

*) Muskelbewegung. S. 117.

in dieser Richtung so lange sich verkürzen müssen, bis die abstossende Resultante der Elasticität der sich anziehenden Moleküle selbst sowohl als der übrigen indifferenten mit der verkürzenden Kraft im Gleichgewichte steht. Diese letztere wird aber in Bezug auf die elastischen Kräfte selbst ganz so sich verhalten, wie irgend eine äussere Gewalt, die in derselben Richtung den Körper zusammendrückte.

Wenn also die Elasticität sich ändert, so kann dies nur in Folge der Zusammendrückung geschehen; es fragt sich daher: wie kann ein solcher Zusammenhang der Elasticitätsverminderung und Zusammendrückung erklärt werden?

Wir dürfen uns nicht verhehlen, dass einige Thatsachen der anorganischen Physik gegen diesen Zusammenhang scheinbar in die Schranken treten. Kupffer fand in seinen Versuchen über Biegungselasticität, dass der Elasticitätscoëfficient der Metalle durch Walzen, Hämmern u. s. w. im Gegentheile erhöht werde, dass also hier die gewaltsame Zusammenpressung der Moleküle den gerade entgegengesetzten Erfolg hat*). Nichtsdestoweniger ist jene Analogie eine durchaus scheinbare: wir sehen davon ab, dass dem Metalle durch jene Behandlung eine dauernde Molekularänderung ertheilt wird, denn wir können uns ja auch den Muskel in einer dauernden Zusammenziehung denken, wenn gleich eine solche in der Wirklichkeit nie stattfindet, und es müsste dann die Elasticitätsänderung nothwendig gleichfalls in unverminderter Weise fortbestehen; auch darin liegt nicht der wesentliche Unterschied, dass wir im Metalle einen homogenen Körper haben, dessen Atome gleichmässig verändert werden, und dass wir uns dagegen den Muskel müssen aus zweierlei Molekülen zusammengesetzt denken, von denen nur die einen Träger der bewegenden Kräfte, die anderen lediglich elastisch sind. Der Unterschied besteht vielmehr darin, dass beim Metalle die verändernde mechanische Gewalt bereits aufgehört hat zu wirken und die Elasticitätserhöhung als eine bleibende Nachwirkung hinterliess, die nur eintritt, wenn jene Gewalt so bedeutend war, dass sie eine Aenderung in den Molekulardistanzen zu Stande bringen konnte, die auch nach ihrem Aufhören noch andauert. Beim Muskel hingegen sind während des zusammengezogenen Zustandes fortwährend die die Formänderungen veranlassenden Kräfte in Thätigkeit, hören sie auf zu wirken, so hört mit der Beendigung der Zusammenziehung auch in kurzer Zeit die Elasticitätsverminderung auf. Beim Metalle ist in der mechanischen Gruppirung der Atome eine wesentliche Veränderung vor sich gegangen, der Muskel ist, nachdem die formändernden Kräfte aufgehört haben zu wirken, derselbe geblieben.

Die formändernden Kräfte sind also beim Muskel bei weitem

*) Compt. rend. de l'Observ. phys. centr. de Russie. Année 1853, 1 und 1854, 1.

nicht von der Intensität, um seine molekulären Eigenschaften dauernd verändern zu können. Welchen Einfluss aber Kräfte von mässigerer Intensität auf andere Körper, wenn sie dieselben in einer Richtung zusammendrücken, ausüben, darüber besitzen wir noch keine Erfahrungen, ja wir können von den gewöhnlich untersuchten unorganischen Körpern solche nicht wohl besitzen, weil bei ihnen eine Zusammendrückung von dem Umfange wie bei der Zusammenziehung des Muskels gar nicht stattfinden kann, vollends so ohne jegliche bleibende Beeinträchtigung der mechanischen Constitution.

Wenn wir daher nach den bisherigen Erfahrungen noch keinen Grund haben, die so naheliegende Annahme zurückzuweisen, dass die während der Zusammenziehung auftretende Elasticitätsverminderung zugleich eine Folge derselben sei, so haben wir andererseits aus denselben doch auch keine Anhaltspunkte zu einer genügenden Erklärung gewinnen können. Leider wird überhaupt, was wir in dieser Hinsicht sagen können, sehr spärlich bleiben müssen, denn mit exacter mathematischer Methode in diese verwickelten Verhältnisse einzudringen, dürfte ein sehr schwieriges Problem sein; vor Allem aber ist die experimentelle Basis, auf der wir uns befinden, noch allzu mangelhaft, die Zusammendrückungselasticität hat, vermöge der Schwierigkeit der Untersuchung, noch sehr wenig Berücksichtigung gefunden.

Eine naheliegende Vermuthung wäre zunächst die, dass die bei der Muskelaction frei werdende Wärme die Elasticitätsverminderung veranlasse. Doch scheint es, dass jene viel zu gering ist, um eine so erhebliche Elasticitätsänderung zu erklären; nach den genauen Messungen von Helmholtz*) betrug die von Froschmuskeln während des Tetanus entwickelte Wärmemenge nur 0,14 bis 0,18° C. Weit eher liesse sich vielleicht die umgekehrte Vermuthung verfechten, dass die Wärmeentwickelung von der Zusammendrückung herrühre.

Es scheint sonach, dass in diesen begleitenden Processen der Grund nicht gesucht werden könne, dass wir vielmehr, um eine Erklärung zu finden, auf die Natur der elastischen Kräfte zurückgehen müssen. Ein erster Anhaltspunkt mag dann in der unbezweifelten Thatsache zu finden sein, dass die Elasticität wesentlich an die Form des Körpers gebunden ist. Wir wissen, dass ein Körper seine Elasticität ändert, sobald durch äusere Kräfte seine Form erheblich geändert wird; es ist kein Grund vorhanden, warum dies nicht auch sein sollte, wenn einmal die formändernden Kräfte innere sind, in dem Körper selbst liegen, sind dieselben nur von den elastischen Kräften verschieden, so werden sie in Bezug auf diese sich ganz so verhalten, wie ein Gewicht, das den Körper zusammendrückt oder ausdehnt. In Bezug auf die Ausdehnung der Körper ist es nun eine wohl consta-

*) Müller's Archiv 1848, S. 144.

tirte Thatsache, dass sie die Elasticität für die Dauer dieser Formänderung erhöht, und es ist dies der Hauptgrund, warum innerhalb weiterer Grenzen die Verlängerungen nicht mehr den Gewichten proportional sind, sondern einem anderen, vielleicht dem hyperbolischen Gesetze folgen. Die Zusammendrückung ist aber die der Dehnung gerade entgegengesetzte Formänderung; es liegt also nahe, zu vermuthen, dass sie den entgegengesetzten Einfluss auf die Dehnbarkeit ausüben werde, dass, sobald durch sie die Form des Körpers einmal erheblich verändert ist, wie dies bei der Muskelzusammenziehung immer statthat, eine Vermehrung der Dehnbarkeit eintreten werde. Es würde also, wenn wir das Maximum der Verkürzung, welches der Muskel während der Contraction annehmen, und das Maximum der Verlängerung, welches er durch ein Gewicht erleiden kann, als die Grenzwerthe ansehen, zwischen welchen die Länge des Muskels unter Umständen schwanken kann, innerhalb dieser Grenzwerthe die Elasticität sich sehr verschieden verhalten, immer aber innerhalb gewisser engerer Grenzen annähernd constant sein. Die Dehnbarkeit wird sonach vorgestellt werden können durch eine Curve, von der ein sehr kleines Stück der geraden Linie gleichkommt, in der aber im Ganzen die Ordinaten successiv in abnehmendem Verhältnisse wachsen.

Es muss jedoch bemerkt werden, dass dies nur für die Zugelasticität und für die dieser analog sich verhaltende Torsionselasticität gilt, nicht aber für die Druckelasticität. Für diese haben zwar die Untersuchungen von Young schon bewiesen, dass sie innerhalb gewisser Grenzen der Zugelasticität sich ganz gleich verhält; nichtsdestoweniger müssen doch Druck- und Zugelasticität wohl von einander unterschieden werden. So ist es namentlich sehr wahrscheinlich, dass der Coëfficient der Druckelasticität nicht wie der der Zugelasticität in Folge einer schon vorhandenen Zusammendrückung abnimmt, sondern im Gegentheile zunimmt, dass ein schon sehr zusammengedrückter Körper minder zusammendrückbar, ebenso wie ein schon sehr gedehnter Körper minder dehnbar ist. Es ergiebt sich dies eben daraus, dass man sich unter der Elasticität keine einheitliche Kraft zu denken hat, sondern eine Resultirende aus einer Anziehung und Abstossung, die mit Aenderung der Molekulardistanz nach einem verschiedenen Gesetze sich ändern.

So wenig in anderer Hinsicht der Bewegungszustand des Muskels gebunden ist an die zufällige Form desselben, so sehr ist dies, wie wir gesehen haben, mit seinen elastischen Eigenschaften der Fall. In mechanischer Hinsicht können wir daher auch streng genommen nur von Bewegungszuständen reden, für den bewegten Muskel giebt es eine unendliche Menge von Gleichgewichtslagen, in deren jeder er mit verschiedenen Eigenschaften begabt ist; aber die Berechtigung, diese verschiedenen Zustände unter einem zu vereinigen, liegt darin,

dass in denselben die Veränderungen alle nur nach einer Richtung geschehen.

Verfolgen wir den Verlauf einer einzelnen Zuckung, so sehen wir während derselben den Muskel eine sehr grosse Menge von Verkürzungsgraden durchlaufen; in keinem derselben bleibt er im Gleichgewichte, weil von einem Zeittheilchen zum anderen die bei seiner Bewegung wirksamen Kräfte sich ändern. Diese wirksamen Kräfte sind von dreierlei Art: es sind erstens die Muskelkräfte, welche die Zusammenziehung bewirken, zweitens die elastischen Kräfte, und drittens das Gewicht, das der Muskel zu tragen hat; beide letzteren widersetzen sich der Zusammenziehung und führen endlich die Wiederverlängerung herbei. Die elastischen und wahrscheinlich auch die zuckungerregenden Kräfte sind beide von einem Momente zum anderen veränderlich, während der Einfluss der Belastung ein gleichmässig andauernder ist.

Man kann den Verlauf der Zuckung, wie wir früher gesehen haben, in zwei Abschnitte theilen: in das Stadium der steigenden und in das Stadium der sinkenden Energie. Im ersten überwiegen die die Zuckung erregenden, im letzteren die derselben sich widersetzenden Kräfte. — Die abwechselnd gegen die Abscissenaxe convexen und concaven Stellen, welche sowohl diesseits als jenseits des Wendepunktes der Zuckungscurve bemerkbar sind (siehe Fig. 8), haben in beiden Fällen eine verschiedene Bedeutung. Jede gegen die Abscissenaxe convexe Stelle bezeichnet im ansteigenden Theile der Curve eine zunehmende, im absteigenden Theile eine abnehmende Geschwindigkeit der Bewegung; umgekehrt bezeichnet jede gegen die Abscissenaxe concave Stelle im ansteigenden Theile der Curve eine abnehmende, im absteigenden eine zunehmende Geschwindigkeit der Bewegung. Diesen Geschwindigkeitsänderungen können nun verschiedene Ursachen zum Grunde liegen: entweder sind dieselben lediglich Schwankungen der Elasticität, also Schwankungen um die während des ganzen Verlaufes der Zuckung veränderliche elastische Gleichgewichtslage, oder aber sie sind gleichzeitig bedingt durch Schwankungen in der Intensität der Zuckung erregenden Muskelkräfte; das letztere dürfte namentlich der Fall sein im ansteigenden Theile der Curve, der hauptsächlich derartige Stellen zeigt, wenn man vom absteigenden Theile das der Abscissenaxe assymptotisch sich anschliessende Ende abrechnet.

Um den zeitlichen Verlauf der Zuckung genauer zu zergliedern, dazu fehlt uns vor Allem noch Folgendes: erstens die Kenntniss der Dauer, während deren die Muskelkräfte wirksam sind, zweitens die Kenntniss des Gesetzes, nach welchem sie sich während dieser ihrer Einwirkung verändern, und drittens die Kenntniss des Gesetzes, nach dem die der Zusammenziehung widerstrebenden elastischen Kräfte

mit wachsender Verkürzung zunehmen und bei der Verlängerung wieder abnehmen. So viel aber lässt sich schon aus dem, was durch den Versuch gefunden ist, folgern, dass die Zeit der Wirksamkeit der Muskelkräfte nicht von verschwindender Grösse ist, sondern dass diese während einer gewissen, wenn auch sehr kurzen Zeit den Muskelmolekülen wachsende Geschwindigkeiten ertheilen*). Hören sie auf wirksam zu sein, so stellen die elastischen Kräfte im Vereine mit der Schwere des Gewichtes, das der Muskel trägt, die frühere Form allmälig wieder her.

Eine mechanische Theorie der Muskelzusammenziehung hätte auf die hier angedeuteten Verhältnisse ihren Bau zu gründen, für sie wäre die nähere Natur der Muskelkräfte im Grunde völlig gleichgültig, sie hätte sie als gegebene anzunehmen und aus der Wechselwirkung anziehender und abstossender Kräfte die Erscheinungen der Muskelcontraction zu erklären**).

Das mechanische Problem, das hier zu lösen wäre, würde zunächst vielleicht folgende Gestalt erhalten:

Für einen elastischen Körper, in dessen Masse Kraftpunkte vertheilt sind, die sich anziehend, der übrigen Körpermasse die gleiche Bewegung zu ertheilen streben, die Bedingungen des Gleichgewichtes und der Bewegung aufzufinden, für den Fall, dass das Gesetz, nach dem jene Anziehungen mit der Dauer der Kraftwirkung und mit der Annäherung der Kraftpunkte sich ändern, bekannt ist.

Dieses Problem ist ganz allgemein und der Lösung jetzt schon zugänglich, wenn man sich erlaubt über die in Rede stehenden Kräfte, willkürliche Annahmen zu machen.

Die einfachste Voraussetzung wäre z. B. die, dass die thätigen Kräfte von verschwindend kleiner Dauer seien, dass sie also den Muskeltheilchen gewissermaassen nur einen einmaligen Stoss ertheilten. — Hieran würde sich die zweite Voraussetzung anschliessen, dass die Kräfte während der, übrigens messbaren, Dauer ihrer Einwirkung

---

*) Vergl. Volkmann in den Sitzungsber. der königl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig 1851, S. 54.

**) Die Untersuchungen über die Natur der Muskelkräfte fallen nicht in das Bereich einer künftigen Mechanik der Muskelbewegung, sondern in das Bereich der Muskelphysik. Die letztere scheint aber ihrem Ziele in dieser Hinsicht viel näher zu sein als die erstere; denn die Ansicht, dass die den Bewegungsvorgang vermittelnden Kräfte elektrische seien, die bekanntlich eine sehr alte ist, hat in neuester Zeit so viel Anhaltspunkte gewonnen, dass zu einer vollkommen den Erscheinungen sich fügenden Deutung der bei der Muskelzusammenziehung eintretenden elektrischen Vorgänge das Material nahezu hinreichend gesammelt zu sein scheint, und dass es vielleicht nur noch eines glücklichen Griffes bedarf, um eine vollständige elektrische Theorie des Bewegungs- wie des Empfindungsvorganges der Wissenschaft zu erobern.

von gleichmässiger Intensität blieben, also bei alleiniger Einwirkung auf die Muskeltheilchen diesen eine gleichförmig beschleunigte Bewegung ertheilen würden, die Dauer der Wirkung liesse sich dann noch willkürlich variiren. — Der dritte und allgemeinste Fall, der wahrscheinlich in der That stattfindet, wäre endlich der, wenn die Intensität der Kräfte während der Zeit ihrer Wirkung irgend wie sich veränderte.

Durch Vergleichung der in allen drei Fällen erhaltenen Resultate der Rechnung mit der Beobachtung dürfte mit der Zeit auch das speciellere Problem der Muskelzusammenziehung auf befriedigende Weise seine Lösung finden.

§. 8.

Von der Ermüdung der Muskeln.

Es ist eine allbekannte Erfahrung, dass, wenn ein Muskel oder ein Complex von Muskeln auf irgend eine Weise längere Zeit oder öfter nach einander in Thätigkeit versetzt wird, die von den Muskeln geleistete Arbeit, in welcher Art von Bewegung dieselbe auch bestehen mag, allmälig abnimmt und endlich ganz unmöglich wird, vorausgesetzt, dass die Intensität der Erregung bei ihrer wiederholten Einwirkung ungeändert bleibt. — Diese Verringerung der Muskelarbeit ist begleitet von dem eigenthümlichen Gefühle der Ermüdung, welches in den Muskeln seinen Sitz hat, und welches die Veranlassung wurde, dass man überhaupt die ganze Reihe von Erscheinungen am Muskel, von denen eine länger andauernde Arbeit desselben begleitet ist, als Ermüdung des Muskels bezeichnet.

Die Ermüdung besteht sonach in einer Abnahme der Erregbarkeit, d. h. in einer Abnahme der Intensität und vielleicht auch in einer Veränderung der Wirkungsweise der die Zuckung veranlassenden Muskelkräfte. Wahrscheinlich erfährt nämlich nicht nur die Grösse der letzteren, sondern auch das Gesetz, nach dem sie in der Zeit sich ändern, mit der fortschreitenden Ermüdung eine ebenfalls fortschreitende Veränderung.

Von den sonst noch bei der Muskelzusammenziehung in Betracht kommenden Kräften könnte man, da natürlich der Einfluss der Belastung immer derselbe bleibt, nur rücksichtlich der Elasticität etwa eine Veränderung vermuthen. Eine derartige Elasticitätsänderung könnte wieder von zweierlei Art sein: entweder ein der Ermüdung an und für sich zukommender Molekularvorgang, der unabhängig ist von der zufälligen Form des Muskels, oder aber eine Veränderung, die wesentlich nur bedingt ist durch den in Folge der Ermüdung veränderten Verkürzungsgrad.

Ed. Weber musste durch seine Versuche nothwendig zu der ersteren Ansicht geführt werden, und es konnte ihm um so weniger ein Zweifel hierüber kommen, als er ja auch die Abhängigkeit der Elasticitätsverminderung von der Verkürzung überhaupt noch nicht kannte. Aus Weber's Tabellen ergiebt sich, dass die Ausdehnbarkeit des thätigen Muskels in Folge fortgesetzter Thätigkeit immer weiter zunimmt, dass also die Elasticität durch die Ermüdung immer mehr vermindert wird*). Weber wird hierdurch zu der Vermuthung geführt, dass die Abnahme der Kraft ermüdeter Muskeln wesentlich durch diese Verminderung der Elasticität bedingt werde, Ermüdung und Elasticitätsabnahme also identisch seien. „Es lässt sich," sagt er**), „sogar mit obigen Versuchen sehr wohl die Annahme vereinigen, dass die bei eingetretener Thätigkeit des Muskels verminderte natürliche Länge desselben auch bei fortgesetzter Thätigkeit gar nicht geändert werde, dass vielmehr die bei fortgesetzter Thätigkeit wahrgenommene Ermüdung wesentlich bloss in einer Elasticitätsverminderung bestehe und mit der in obigen Versuchen gleichzeitig beobachteten Verminderung der Contraction gar nichts zu thun habe. Man muss nämlich das Absterben des Muskels von der blossen Ermüdung unterscheiden: denn das allmälige Absterben hat allerdings, obigen Versuchen gemäss, die Verminderung jener mit der Muskelthätigkeit eingetretenen Verkürzung der natürlichen Länge zur Folge, was übrigens sich von selbst versteht, weil bei einem abgestorbenen Muskel überhaupt von Thätigkeit nicht mehr die Rede sein kann. Die geringe Elasticität der unthätigen Muskeln am lebenden Körper und die mit der Thätigkeit eintretende und mit der Ermüdung noch weiter fortschreitende Abnahme dieser geringen Elasticität ist dagegen eine allgemeine Lebenserscheinung, welche sowohl während der Thätigkeit, als während der Unthätigkeit, nur mehr oder weniger, stattfindet."

Weber's Versuche ergaben ferner das Resultat, dass auch das Gesetz, nach welchem die Verlängerungen durch Gewichte erfolgen, durch die Ermüdung erheblich abgeändert wird. Nach Weber's Tabellen sind die Verlängerungen des noch vollkommen unermüdeten Muskels nahezu den Gewichten proportional oder selbst die durch grössere Gewichte bewirkten Verlängerungen verhältnissmässig bedeutender als die durch geringere Gewichte bewirkten, so dass, wenn man die successiven Längen als Ordinaten auf eine Abscissenaxe aufträgt, man eine gegen diese etwas convexe Curve erhält; dies ist beim ermüdeten Muskel nicht mehr der Fall, sondern hier sind die durch kleine Gewichte veranlassten Dehnungen verhältnissmässig bedeutender als die Dehnungen durch grössere Gewichte, die in ähn-

*) A. a. O. S. 114.
**) Ebendas. S. 116.

licher Weise construirte Curve ist also gegen die Abscissenaxe concav und wird dies immer mehr, je weiter die Ermüdung fortschreitet.

Wir haben bereits früher den Beweis zu führen versucht, dass aus den Weber'schen Tabellen kein sicherer Schluss gezogen werden kann, weder überhaupt hinsichtlich einer Elasticitätsänderung während des thätigen Zustandes, noch hinsichtlich einer Aenderung des Gesetzes, nach welchem in diesem die Formänderungen erfolgen, und wir haben dort bereits auf die Widersprüche hingewiesen, die sich aus jenen Tabellen selber ergeben (§. 2). Ganz dasselbe gilt rücksichtlich der Elasticitätsänderungen in Folge der Ermüdung. Auch hier ist es Weber offenbar nicht gelungen, Zahlen zu erhalten, die sich auf einen und denselben Ermüdungszustand beziehen, den Muskel also einige Zeit auf demselben Ermüdungsgrade zu erhalten. Der Hauptgrund davon ist der, dass bei keinem Muskel, und am wenigsten bei einem, der durch öftere Contractionen schon erschöpft ist, die Ermüdung gleichmässig, proportional der Dauer der einwirkenden Ermüdungsursache fortschreitet, wie dies die Weber'sche Eliminationsmethode voraussetzt. Hierfür wird der Beweis unten experimentell geführt werden.

Meine eigenen Versuche zeigen, dass, wo es gelingt, den Muskel einige Zeit auf einem und demselben Ermüdungsgrade zu erhalten, nicht nur das Gesetz, nach welchem die Verlängerungen erfolgen, dasselbe ist wie beim unermüdeten Muskel, innerhalb engerer Grenzen also durch eine gerade Linie dargestellt werden kann, sondern dass auch die Elasticitätsänderung selbst der Grösse nach keine andere ist, als nach dem stattfindenden Verkürzungsgrade erwartet werden darf. Da aber jene irgendwie mit diesem wächst, so folgt hieraus, dass die Elasticitätsveränderung beim ermüdeten Muskel, alle anderen Bedingungen gleichgesetzt, eine geringere sein wird. In der That ergiebt sich auch dies aus unseren früher mitgetheilten Versuchen. Von den Dehnungsversuchen in §. 2 sind VII und VIII, und ebenso IX und X je an einem und demselben Muskel angestellt, aber in VIII und X waren die Muskeln mehr ermüdet (s. S. 115). Eine Verschiedenheit in dem Gesetze der Dehnungen lässt sich nicht erkennen, wohl aber kommt der Quotient $\frac{E_1}{E}$, der die Grösse der Elasticitätsänderung angiebt, beim erschöpften Muskel der Einheit näher als beim leistungsfähigeren.

Die Ermüdung ist demnach nicht an und für sich von Einfluss auf die Elasticität des Muskels, sondern nur insofern, als sie den Verkürzungsgrad ändert.

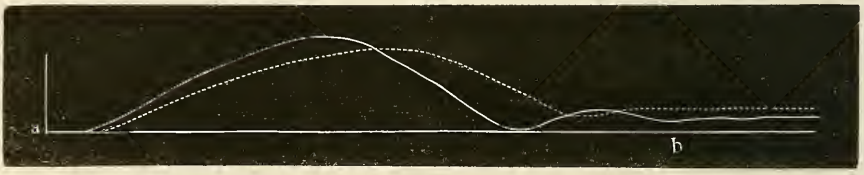
Wir trennen die Untersuchung der Ermüdungserscheinungen in zwei Theile. Wir betrachten nämlich 1) den Einfluss der Ermüdung auf den Verlauf der einfachen Muskelzusammenziehung, und 2) den Verlauf der Ermüdung selbst unter verschieden einwirkenden Ermüdungsursachen.

1. Ueber den Einfluss der Ermüdung auf den zeitlichen Verlauf der Zuckung.

Helmholtz hat zuerst diesem Gegenstande seine Aufmerksamkeit zugewandt*).

Zuerst wird der Verlauf der Muskelzuckung durch die Ermüdung bloss insofern abgeändert, als der Umfang der Verkürzung etwas abnimmt, es tritt also eine Erniedrigung der absoluten Höhe sämmtlicher Ordinaten der Zuckungscurve ein. Erst bei noch weiter fortgeschrittener Ermüdung wird die Zuckung zugleich etwas länger andauernd, indem namentlich die Stadien der latenten Reizung und der steigenden Energie sich verlängern; die Zuckungscurve erleidet also eine horizontale Verschiebung. In Fig. 12 hat z. B. der noch vollkommen

Fig. 12.



kräftige Muskel die ausgezogene Curve, der erschöpfte Muskel die punktirte Curve gezeichnet.

Diese horizontale Verschiebung der Curve wird neben der Verringerung der Zuckung immer beträchtlicher, dabei dauert vorzugsweise die Zeit, wo die Reizung latent bleibt, immer länger (s. unten Fig. 18).

Der Einfluss der Ermüdung auf den Muskel besteht sonach erstens darin, dass derselbe eine längere Zeit braucht, um die gleiche Kraft in sich zu entwickeln, und zweitens darin, dass das Maximum der Kraft, das er überhaupt zu entwickeln vermag, allmälig abnimmt. — Das erstere erklärt sich nur unter der schon früher gemachten Voraussetzung, dass die Muskelkräfte während einer messbaren Zeit auf die Muskelmoleküle einwirken.

2. Ueber den Verlauf der Ermüdung.

Jede Erregungsursache ist zugleich Ermüdungsursache, da die Ermüdung ja nur darin besteht, dass der Muskel auf eine bestimmte Art von Erregung, wenn sie öfter oder längere Zeit auf ihn einwirkt, mit immer mehr sinkender Energie und zuletzt gar nicht mehr antwortet. Wie mit dem Grade der Erregung der Grad und der Verlauf der Ermüdung sich ändert, ist uns, so wichtig auch diese

*) Müller's Archiv 1850, S. 324 und 1852, S. 212.

Frage ist, noch unbekannt, nur der Versuch wird einst hierüber entscheiden können. Die einzige Voraussetzung, die wir im Folgenden mit vollem Rechte machen dürfen, ist die, dass, wenn Erregungsursachen von gleicher Intensität und gleicher Qualität in derselben Weise und bei den nämlichen Widerständen auf einen und denselben Muskel einwirken, bei gleichem Grade der Ermüdung auch der Grad der Zusammenziehung der gleiche bleibt, und dass, wenn der erstere sich ändert, der letztere eine proportionale Veränderung erfährt, so dass, unter den angegebenen Bedingungen, der Grad der Verkürzung geradezu den Grad der Ermüdung uns angiebt.

Eine gleiche Qualität der Erregungsursache musste nothwendig in die obigen Bedingungen mit aufgenommen werden; denn den bisherigen Erfahrungen zufolge wird durch eine öfter wiederholte bestimmte Art der Erregung zwar die Reactionsfähigkeit des Muskels auf jede Art von Erregung geschwächt, aber durchaus nicht gleichmässig für alle Erregungsarten, sondern in überwiegend höherem Maasse für diejenige, welche im betreffenden Falle gerade die Ermüdung veranlasste. Die Erfolge mechanischer, chemischer und thermischer Reize können keinen Beweis hier abgeben, da sie meistens unmittelbar vom Tode der getroffenen Nervenstrecke gefolgt sind, also die Zusammenziehungen nicht unter völlig gleichen Bedingungen wiederholt werden können. Wohl aber giebt uns die elektrische Reizung ein treffendes Beispiel: jeder elektrische Schlag, der den Muskel oder Nerven trifft, ermüdet denselben in weit höherem Maasse für die gerade stattfindende Strömungsrichtung als für die entgegengesetzte; es beruht hierauf bekanntlich der Vortheil des Tetanisirens mit abwechselnd gerichteten elektrischen Strömen, da jede Strömungsrichtung gewissermaassen ihre eigene Ermüdung und ihre eigene Erholung hat, so dass der Muskel für den aufsteigenden Strom ausruht, wenn er absteigend durchflossen ist, und umgekehrt.

In dem Folgenden untersuchen wir den Verlauf der Ermüdung nur für den Fall, dass das Erregungsmittel während der ganzen Dauer des Versuches völlig ungeändert bleibt. Wir haben hier zu unterscheiden die Untersuchung des Verlaufes der Ermüdung 1) bei dauernd einwirkender Ermüdungsursache und 2) bei Ermüdungsursachen, welche in bestimmten Pausen einwirken. Vom letzteren Theile, der eine unendliche Menge von Fällen umfasst, haben wir nur den einfachsten Fall untersucht, nämlich denjenigen, wo die Erregung, die immer von gleicher Stärke ist, jedesmal in dem Momente einwirkt, in dem der Muskel nach geschehener Contraction seine frühere Länge wieder erreicht hat.

A. Verlauf der Ermüdung bei dauernd einwirkender Ermüdungsursache.

Da nur Schwankungen in der Dichte eines den Muskel oder seinen Nerven durchfliessenden elektrischen Stromes Erregungsursachen für diesen abgeben, so können wir unter dauernder Erregungs- oder Ermüdungsursache auch nicht etwa einen in gleicher Stärke anhaltenden constanten Strom verstehen, ein solcher kann nur zweimal, bei seinem Entstehen und bei seinem Verschwinden, eine Erregung veranlassen. Dauernd werden wir eine Erregung hingegen dann nennen können, wenn die elektrischen Stromesschwankungen mit solcher Raschheit auf einander folgen, dass der Muskel auch in dauernder Verkürzung begriffen bleibt. Um zugleich der Erholung keinen oder möglichst wenig Raum zu gönnen, müssen wir Erregungen von derselben Qualität sich folgen lassen; die elektrischen Schläge dürfen also den Muskel nur in einer Richtung durchfahren, die auf einander folgenden congruenten Dichtigkeitscurven des Stromes dürfen nur auf einer und derselben Seite der Abscissenaxe liegen; natürlicher Weise müssen die letzteren auch congruent und völlig regelmässig an einander gereiht sein, d. h. es müssen die elektrischen Schläge, die im Uebrigen von gleicher Beschaffenheit sind, jedesmal auch in gleicher Stärke und in gleichen Pausen einwirken.

Damit bleibt jedoch noch eine Unbestimmtheit zurück. Die Grösse dieser Pausen, die Grösse des zwischen den einzelnen Curven gelegenen Zwischenraumes, bleibt innerhalb bestimmter Grenzen willkürlich. Es wird nur gefordert, dass sie klein genug sei, um den Muskel in dauernder Zusammenziehung zu erhalten; zwischen diesem Maximum und dem möglichen Minimum ist aber der Willkür freier Spielraum gelassen. Nichts desto weniger ist es wahrscheinlich, dass die Grösse jener Pausen oder umgekehrt die Zahl der in einer gewissen Zeit einwirkenden Erregungen von bestimmter Qualität und Quantität auch noch innerhalb der angegebenen Grenzen von Einfluss ist, nicht nur auf die Grösse der anfänglichen Contraction, sondern auch auf den Verlauf der Ermüdung. Die nähere Ermittelung dieses Gegenstandes jedoch künftigen Untersuchungen überlassend, beschränken wir uns darauf, in unseren Versuchen jene Zwischenräume immer möglichst gleich gross zu erhalten; indem wir dann ferner den Stromesschwankungen eine möglichst gleiche Grösse und Gestalt geben, werden wir wenigstens zu Resultaten von relativem Werthe gelangen. Hervorheben aber müssen wir, dass der Hauptschritt in diesem Gebiete erst geschehen wird, wenn auch jene Factoren, die Stärke des Stromes, die Gestalt der Stromescurven und die Grösse ihrer Zwischenräume zur Untersuchung herbeigezogen werden, wenn man also unsere bloss qualitative mit einer quantitativen Methode vertau-

schen wird, und es dürfte diese Methode zugleich diejenige sein, deren weitere Verfolgung zu einem elektrischen Maasse der Muskelzusammenziehung führen könnte. Die Schwierigkeiten, die sich entgegenstellen, sind durchaus nicht unüberwindbar, denn der einzuschlagende Weg, der, die nöthigen Hülfsmittel und die nöthige Ausdauer vorausgesetzt, zum Ziele führen muss, ist kaum in einem Gebiete unserer Wissenschaft so klar vorgezeichnet als gerade hier.

Ed. Weber hat bereits einen Versuch angestellt, der in die vorliegende Untersuchungsreihe gehört *), bei dem aber nicht auf alle oben angeführten Bedingungen Rücksicht genommen ist. Er versetzte seinen Rotationsapparat in möglichst gleichförmige Umdrehung und brachte dann den Muskel durch Schliessung der Kette in Zusammenziehung, hierauf liess er die Kette so lange geschlossen, bis der Muskel in Folge der Ermüdung ganz oder nahezu die Länge seines unthätigen Zustandes erreicht hatte; dabei wurde von der Schliessung der Kette an die Zeit notirt, wann der Muskel das Maximum seiner Verkürzung erreichte, und wann er bei seiner Wiederverlängerung jedesmal um ein Millimeter länger geworden war. Der 42,1 Mm. lange Muskel verkürzte sich während der ersten 9 Secunden bis auf 19,7 Mm. Hierauf begann die Wiederverlängerung, die zuerst langsamer, dann rascher erfolgte und zuletzt wieder, und zwar am beträchtlichsten, an Geschwindigkeit abnahm. So brauchte der Muskel, um sich um 1 Mm. zu verlängern, Anfangs 8 Secunden, später 3 Secunden und zuletzt 126 Secunden und darüber.

Es entspricht jedoch, wie schon erwähnt, die Art, wie dieser Versuch angestellt wurde, nicht vollständig den oben aufgestellten Bedingungen. Namentlich halte ich es für unmöglich, über eine völlig gleichförmige Umdrehung bei der Anwendung des Rotationsapparates Gewissheit zu haben.

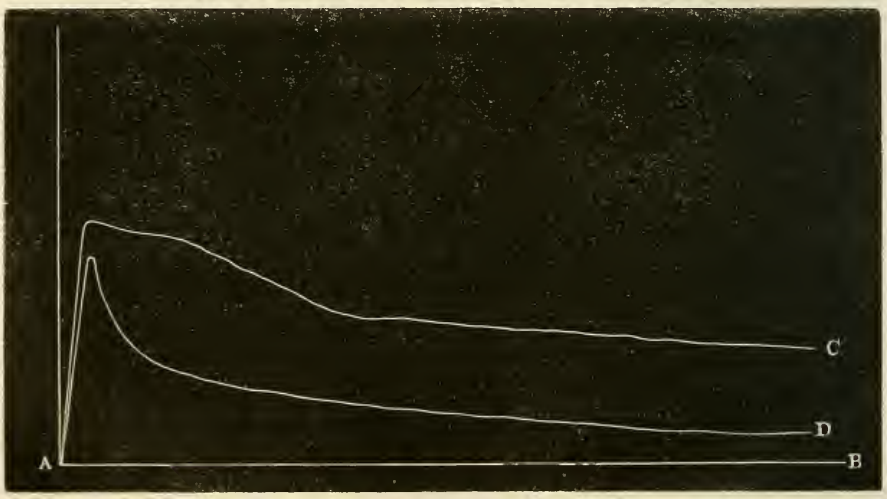
Meine eigenen Versuche habe ich auf folgende Weise angestellt. Als dauerndes Erregungsmittel wählte ich die Schläge des Endgegenstromes meines du Bois'schen Inductionsapparates, ein Erregungsmittel, das, wenn die Feder in gleichmässige Schwingungen versetzt ist, hinreichend den Anforderungen Genüge leistet. An den Muskel wurde der schon öfter angewandte, zur Durchleitung elektrischer Ströme bestimmte kleine Apparat (Fig. 4) angeschraubt. Der Stahlstab musste dabei wieder so weit in das Quecksilbernäpfchen getaucht werden, dass er auch bei der stärksten Contraction sich nicht daraus erheben konnte. Zur Bestimmung der Längen des Muskels wählte ich die graphische Methode. Zu diesem Zwecke war der an den Muskel geschraubte Stahlstab durchbohrt, und es konnte in diese Durchbohrung ein zweiter sehr dünner Stahlstab eingepasst werden.

*) A. a. O., S. 70 und 71.

Dieser zweite horizontale Stahlstab ragte auf der einen Seite etwa 6″ weit, auf der anderen Seite nur etwa 1″ weit hervor; hier trug er ein kleines Laufgewicht zum Aequilibriren, dort war vorn eine steife Borste befestigt, welche auf ein berusstes Papier zeichnete. Das Uhrwerk meines zu diesen Zwecken benutzten Kymographions ist ein Laufwerk, das mit möglichst grossen verstellbaren Windflügeln versehen wurde, theils um die nöthige Gleichförmigkeit der Bewegung zu erzielen, theils um die Geschwindigkeit der Bewegung innerhalb weiterer Grenzen ändern zu können. Der Stahlstab, der die Axe der Trommel bildet, hat die doppelte Höhe der letzteren, so dass die Trommel mit Leichtigkeit jeden Augenblick auf- und abgeschraubt werden kann. Die auf das berusste Papier von dem Muskel ausgeführten Zeichnungen fixirte ich, nach dem Vorgange von Volkmann und Vierordt, mittelst einer verdünnten alkoholischen Lösung von Mastix.

In den zunächst folgenden Versuchen war eine geringe Umdrehungsgeschwindigkeit vorzuziehen; ich liess daher die Trommel nur einen Umgang in einer Minute machen. — In Fig. 13 sind zwei auf

Fig. 13.



diese Weise von einem 36 Mm. langen Gastrocnemius erhaltene Curven wiedergegeben worden. Es wurden darin die Abscissen näher an einander gerückt, so dass die Länge $AB = 60$ Secunden den ganzen Cylinderumfang bezeichnet, die Ordinaten wurden hingegen um das Vierfache vergrössert. Curve AC hat der Anfangs noch völlig unermüdete Muskel, Curve AD derselbe Muskel im Zustande grösserer Erschöpfung gezeichnet.

Aus der Gestalt der ersten Curve geht hervor, dass der Muskel, nachdem er sich verkürzt hat, zuerst mit zunehmender und dann, während des bei weitem grössten Theiles der Zusammenziehung, mit immer mehr abnehmender Geschwindigkeit sich verlängert. Die Curve kehrt nämlich der Abscissenaxe kurze Zeit ihre Concavität zu, hierauf verläuft sie gegen diese convex und endigt so, indem sie fast assymptotisch der Abscissenlinie sich anschliesst.

Durch die Ermüdung wird die Gestalt dieser Curve zwar beträchtlich abgeändert, im Wesentlichen aber lassen sich noch dieselben Abschnitte an ihr unterscheiden (s. *AD* Fig. 13). Die Anfangstheile der Curve sind jedoch so zusammengedrängt, dass sie fast verschwinden: nur noch innerhalb der zwei ersten Secunden lässt sich ein gegen die Abscissenaxe concaver Verlauf erkennen, sehr bald nimmt die Geschwindigkeit der Bewegung ab, und zwar ungemein rasch, die Curve wird daher stark convex und schliesst sich endlich wiederum assymptotisch der Abscissenlinie an. — Der rasche Verlauf, den die Verlängerung in ihrem Anfange beim ermüdeten Muskel nimmt, bedingt es, dass die ganze Dauer dieser Wiederverlängerung mit zunehmender Ermüdung immer mehr abnimmt, während das Maximum der Verkürzung zwar gleichfalls abnimmt, aber bei weitem nicht in gleichem Maasse sich ändert.

Unsere Curven stimmen im Wesentlichen mit derjenigen überein, die man nach dem von Weber mitgetheilten Versuche construiren kann. Nur ein bemerkenswerther Unterschied findet sich. Es war nämlich dort die ganze Dauer der Verkürzung, namentlich aber die Zeit, während welcher der Muskel das Maximum seiner Verkürzung erreichte und ebenso die Zeit der wachsenden Geschwindigkeit bei der Verlängerung eine viel grössere. Es mögen diese Unterschiede vielleicht daher rühren, dass mittelst des Rotationsapparates in derselben Zeit eine kleinere Menge von Schlägen durch den Muskel geleitet wird, und dass die einzelnen Dichtigkeitscurven des Stromes allmäliger ansteigen.

Gegen Ende des Verlaufes der Zusammenziehung wird dieselbe gewöhnlich unregelmässig durch schnell auf einander folgende Veränderungen in der Erregbarkeit. Die Curve macht unregelmässige Schwankungen, die bald nur durch oscillirende Bewegungen des Muskels bald durch länger dauernde Veränderungen im Contractionsgrade bedingt sind. — Die genannten Schwankungen treten wie gesagt meistens erst gegen Ende der Contraction ein, wenn der Muskel in Folge der Ermüdung seine frühere Länge bereits vollständig oder nahezu erreicht hat. Die schon in die Abscissenlinie übergehende Curve erhebt sich dann noch ein- oder mehrmals über dieselbe. So verhält es sich namentlich, wenn die ganze Zusammenziehung einen kürzeren Verlauf hat, wie dies bei schon sehr ermüdeten Muskeln

der Fall ist. Fig. 14 zeigt z. B. den Verlauf der Zusammenziehung eines schon zuvor durch längeren Tetanus erschöpften Gastrocnemius von 34 Mm. Länge, wie er unmittelbar vom Muskel auf das berusste Papier gezeichnet wurde. Hier wie in den folgenden Figuren wurden die Zeichnungen des Raumes wegen halbirt, so dass immer die zwei unter einander stehenden Zeichnungen zusammen die Länge des Cylinderumfanges haben.

Bei noch sehr kräftigen Muskeln, bei denen die Zusammenziehung länger dauert, treten jene Schwankungen viel früher ein, lange ehe die Curve die Abscissenlinie erreicht hat. Fig. 15 zeigt z. B. den Verlauf der Zusammenziehung eines noch unermüdeten Gastrocnemius von 32,5 Mm. Länge. Die Linie *AB* wurde während des ersten, *CD* während des zweiten Umganges gezeichnet. Hier treten die Schwankungen im Anfange der zweiten Minute auf, wo erst etwa die Hälfte der Contraction sich wieder gehoben hat. Gegen Ende der zweiten Minute erhebt sich der Muskel plötzlich, und zwar längere Zeit andauernd, sogar über seinen anfänglichen Verkürzungsgrad.

Wie es übrigens einerseits Fälle giebt, in denen die Schwankungen während des ganzen Verlaufes fehlen, die Curve also in ihrer ganzen Ausdehnung eine regelmässige Gestalt hat, so giebt es andererseits Fälle, in denen die Schwankungen schon ungemein früher eintreten, wo also die Curve fast von Anfang an Unregelmässigkeiten zeigt. Fig. 16 zeigt eine derartige, von einem 34 Mm. langen, im Anfange noch ganz unermüdeten Gastrocnemius gezeichnete Curve; *AB* ist wieder die Linie des ersten Umganges, *CD* die Linie des zweiten Umganges *).

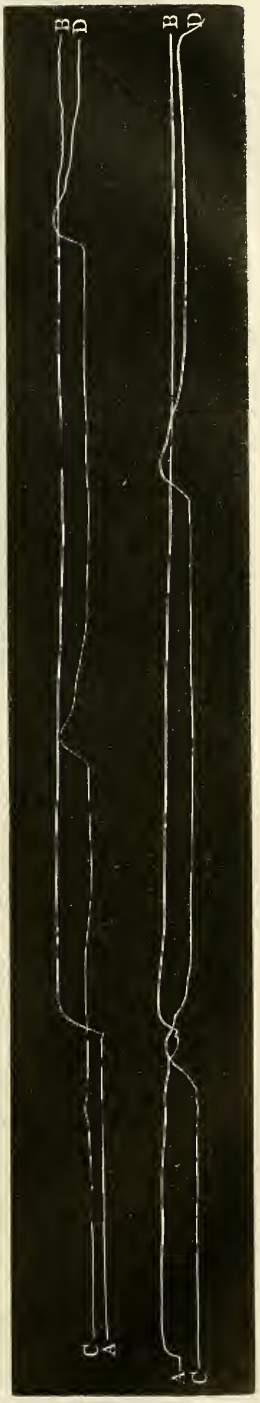
Von sehr erheblichem Einflusse auf den Verlauf der Ermüdung sind die äusseren Widerstände, die sich der Zusammenziehung entgegensetzen, d. h. die Belastung, die der Muskel zu tragen hat.

*) Von dem Augenblicke an, wo die erörterten Schwankungen in der Zusammenziehung beginnen, ist der Verlauf der Ermüdung offenbar ein pathologischer. Es entsprechen jene Schwankungen, die wir nicht anders als Krämpfe nennen können, ganz den Hyperästhesieen übermässig angestrengter Sinneswerkzeuge, die gleichfalls auf ein Stadium der Abstumpfung zu folgen pflegen; hier wie dort erreicht die Erregung zuweilen einen Grad, der dem Grade der Erregungsursache nicht mehr adäquat ist; das übermüdete Auge wird lichtscheu, der übermüdete Muskel übertrifft seine normale Contractionsfähigkeit (Fig. 15). Mit Sicherheit werden die Krämpfe erst dann beschwichtigt, wenn man den Tetanus so lange fortsetzt, bis der Muskel auf immer zuckungsunfähig geworden ist, bis also die endliche Folge jeder Krankheit, deren Ursache nicht beseitigt wird, eintritt, der Tod. — Der wechselvolle und unregelmässige Verlauf der Curve von da an, wo sie pathologisch wird, im Vergleiche zu dem regelmässigen und, wenn der Grad der Erregung, der Erregbarkeit und Belastung bekannt sind, ziemlich vorausbestimmbaren physiologischen Abschnitte mag uns zugleich ein Bild geben, um wie Vieles schwieriger die Beurtheilung irgend welcher Lebensvorgänge ist, sobald dieselben einmal dem pathologischen Gebiete zufallen.

Fig. 14.

Fig. 15.

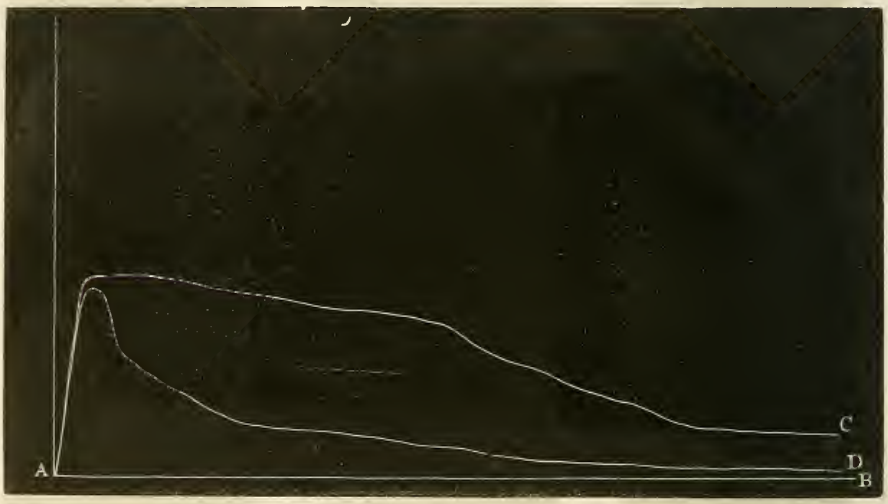
Fig. 16.



Eine grössere Belastung bedingt, dass die Zusammenziehung rascher verläuft, also früher ihr Ende erreicht, als dies bei dem weniger belasteten Muskel der Fall ist.

In Fig. 17 ist AC die Curve, die ein Gastrocnemius von 34 Mm.

Fig. 17.



Länge in vollkommen frischem Zustande zeichnete, als er ausser dem Apparate noch eine Belastung von 20 Grammen zu tragen hatte, AD ist eine von demselben Muskel im Zustande grösserer Ermüdung unter sonst gleichen Bedingungen gewonnene Curve; es ist in dieser Figur wieder $AB = 1$ Minute, und die senkrechten Ordinaten sind vervierfacht.

Der sogleich bei Betrachtung der Curven Fig. 17 und Fig. 13 in die Augen fallende Umstand, dass die ganze Zusammenziehung bei Einwirkung einer grösseren Belastung viel schneller ihr Ende erreicht, bestätigt direct unsere schon früher ausgesprochene Vermuthung *), zu der gleichfalls auf anderem Wege zuerst Volkmann gelangte, dass, wenn der Muskel Gewichte zu heben hat, der Einfluss dieser auf die Ermüdung schon während der Zusammenziehung sich geltend macht; hieraus aber folgt, dass die Höhe, bis zu welcher der Muskel sich erhebt, schon durch die Aenderung, die grössere Gewichte in dem Verlaufe der Ermüdung herbeiführen, eine Verringerung erleidet.

Auch durch die blosse öftere Wiederholung des Tetanisirens

*) S. §. 2.

kann man es, wie gezeigt, erreichen, dass die continuirliche Zusammenziehung rascher zu Ende geht. Nichtsdestoweniger ist die dergestalt von einem weniger belasteten, aber erschöpften Muskel gezeichnete Curve wesentlich verschieden von der Curve, welche der leistungsfähigere, aber überlastete Muskel zeichnet, wie die Vergleichung von Fig. 13 *AD* und Fig. 17 *AC* ergiebt. Dort finden wir ein sehr rasches Sinken unmittelbar nach erreichtem Maximum, aber der Zeitraum, in dem die Bewegung mit beschleunigter Geschwindigkeit erfolgt, ist ein sehr kurzer, sehr bald kehrt die Curve ihre Convexität der Abscissenlinie zu. Die Curve hingegen, die der überlastete Muskel zeichnet, erreicht etwas später ihr Maximum, und, nachdem sie dieses erreicht hat, sinkt sie Anfangs sehr allmälig und dann mit immer mehr wachsender Geschwindigkeit, der Zeitraum der zunehmenden Geschwindigkeit ist daher ein viel grösserer, erst sehr spät beginnt die Curve gegen die Abscissenlinie convex zu werden.

Auch in der Curve *AD* Fig. 17 sehen wir noch dieselben Unterschiede hervortreten, wenn auch minder deutlich, denn neben dem Einflusse der Belastung macht sich hier gleichzeitig der Einfluss der Erschöpfung geltend; so kommt es, dass wir eine Curve erhalten, die zwischen *AD* Fig. 13 und *AC* Fig. 17 in der Mitte steht. Die Convexität gegen die Abscissenlinie tritt rascher ein als hier, aber nicht so früh wie dort. Im Ganzen ist diese Curve natürlich diejenige, die am schnellsten ihr Ende erreicht. —

B. Verlauf der Ermüdung bei in Pausen einwirkenden Ermüdungsursachen.

Von der unendlichen Menge von Fällen, die hier betrachtet werden könnten, haben wir, wie schon erwähnt, bis jetzt nur den einfachsten zur Untersuchung gezogen: den Fall, wo eine neue Erregung immer in dem Momente einwirkt, in dem der Muskel von einer Zuckung, die eine vorhergegangene Erregung von gleicher Qualität und Stärke veranlasste, zu der Länge seines ruhenden Zustandes zurückkehrt. Die successiven Erregungen werden wiederholt bis zur völligen Erschöpfung des Muskels, bis also sein Verkürzungsvermögen Null geworden ist. Der Muskel leistet auf diese Weise eine bestimmte Arbeit, die nicht gleichförmig ist, sondern deren Grösse von einem Augenblicke zum anderen sich ändert, und zwar immer mehr abnimmt.

Zur Anstellung dieser Versuche bedienen wir uns wieder ganz derselben Vorrichtungen, wie zu den früheren Versuchen; nur muss der Stahlstab des Apparates, den der Muskel trägt, hier so hoch geschraubt werden, dass seine untere Spitze gerade nur das Quecksilber des in den oberen Rahmen gebrachten Näpfchens berührt.

Man sollte erwarten, dass man in dem vorliegenden Falle nicht des discontinuirlichen Stromes als Erregungsmittel bedürfe, sondern dass hier eine constante Kette, deren Kreis durch den Muskel jedesmal in dem Momente geschlossen wird, in dem die Stahlspitze das Quecksilber berührt, nicht nur genüge, sondern auch vorzuziehen sei aus dem Grunde, weil auf diese Weise die geforderte gleiche Art der Erregung in weit höherem Maasse vorhanden zu sein scheint. Nichtsdestoweniger wird man durch die Erfahrung bald belehrt, dass die constante Kette zu diesen Zwecken nicht brauchbar ist. Wendet man sie an, so macht der Muskel nur wenige Zuckungen und kommt dann, schon nach wenigen Secunden, zu völliger Ruhe, lange bevor seine Reizbarkeit erschöpft oder auch nur geschwächt ist. Dieses auf den ersten Blick auffallende Ergebniss wird erklärlich, wenn man sich an den zeitlichen Verlauf der Muskelzuckung erinnert, wenn man erwägt, dass das Ende der Zusammenziehung sehr langsam sich wieder ausgleicht, so dass ja die Zuckungscurve assymptotisch in die Abscissenlinie übergeht. Die Stahlspitze nähert sich also dem Quecksilberspiegel sehr allmälig, und es verfliesst eine geraume Zeit, bis die Berührung eine merkliche wird. Es ist sonach wahrscheinlich, dass der Muskel bei seiner Verlängerung in die Kette sich einschleicht. Dass aber Muskeln sowohl wie sensible Theile selbst auf sehr starke elektrische Ströme nicht reagiren, wenn jene nach und nach in dieselben eingeschaltet werden, dass also die Stromdichte im Nerven oder Muskel zu einer beträchtlichen Höhe ansteigen kann, ohne einen physiologischen Effect hervorzubringen, vorausgesetzt nur, dass sie sehr allmälig ansteigt und dann in constanter Grösse andauert, ist eine bekanntlich schon in den ersten Zeiten des Galvanismus gemachte Erfahrung, und eben mit dem Namen des Einschleichens in die Kette belegt worden, und es mag hierauf wenigstens zum grossen Theile auch die oben erwähnte Erscheinung beruhen.

Wir sind daher auch hier, um eine länger dauernde Wirkung vom Muskel zu erhalten, genöthigt, in den bestimmten Pausen öfter wiederholte elektrische Schläge auf ihn einwirken zu lassen, und es wird zu dem Ende offenbar am zweckmässigsten wieder in gleicher Weise wie vorhin der Inductionsapparat in Anwendung gebracht, so dass der Muskel in dem Momente, wo die Stahlspitze das Quecksilber berührt, sich in einer Nebenschliessung der primären Rolle befindet. Allerdings haftet so dem Versuche ein kleiner Fehler an, der vielleicht nicht ohne Einfluss ist. Der erschöpfte Muskel braucht nämlich, wenn er erregt wird, eine etwas längere Zeit bis zum Beginne der Zusammenziehung, bei ihm erfolgt also der Antrieb zur Bewegung durch eine etwas grössere Menge elektrischer Schläge als beim unermüdeten Muskel.

Die Umdrehungsgeschwindigkeit der Kymographiontrommel muss in den jetzigen Versuchen etwas grösser als in den früheren gewählt werden; es ist die Zeit eines Umganges = $^1/_2$ Minute genommen worden. Sobald ein Umgang vollendet ist, wird die Trommel mit möglichster Rascheit etwas höher gestellt, so dass der Muskel ununterbrochen viele Linien unter einander zeichnen kann. Da mit dieser Stellung immer etwas Zeit verstreicht, so geht dadurch stets die Aufzeichnung einiger Zusammenziehungen verloren; wo es sich darum handelt, die ganze vom Muskel geleistete Arbeit zu bestimmen, können dieselben jedoch leicht ergänzt werden. Man kann nämlich die Zusammenziehungen, die der Muskel während der Stellung der Trommel macht, zählen und als Hubhöhe das Mittel aus der unmittelbar vorhergehenden und nachfolgenden Verkürzung nehmen. Dies ist um so mehr erlaubt, da in einer kürzeren Zeit die Verkürzungsfähigkeit so wenig sich ändert, dass die letzte Verkürzung einer Reihe und die erste der nächstfolgenden unmerklich von einander differiren. Uebrigens gehen nur wenige Contractionen auf diese Weise verloren: nach der ersten Reihe natürlich am meisten, gewöhnlich 4 bis 6, nach der zweiten 2 bis 3, und nach den folgenden selten mehr als je eine.

Fig. 18 (a. f. S.) giebt die auf diese Weise von einem 19,5 Mm. langen, kräftigen Gastrocnemius geleistete und unmittelbar aufgezeichnete Arbeit. Die Figur zeigt, dass die Arbeit während ihres Verlaufes in doppelter Weise sich ändert: erstens nehmen die Erhebungshöhen successiv ab, und zweitens werden die in gleichen Zeiten erfolgten Zusammenziehungen an Zahl immer weniger, bis endlich der Muskel völlig erschöpft und gar keiner Contraction mehr fähig ist. Obgleich so die Veränderungen in der Leistung des Muskels sehr beträchtliche sind, so lassen sie doch nicht schon von einer Zusammenziehung auf die nächstfolgende sich erkennen, sondern die Uebergänge von der grösseren zur geringeren Leistung erfolgen so allmälig, dass immer während einer längeren Periode eine Art von Beharrungszustand besteht, während dessen der Muskel nahezu gleichförmig gearbeitet hat.

Wenn der Muskel grössere Widerstände zu überwinden, grössere Lasten zu tragen hat, so wird hierdurch sein Arbeitsverlauf in doppelter Weise geändert: erstens ist von Anfang an die Grösse der Zusammenziehung eine geringere, und zweitens hört die Verkürzungsfähigkeit früher auf, die Arbeit ist also von kürzerer Dauer. Dagegen sind von Anfang an die in einer bestimmten Zeit erfolgten Zusammenziehungen an Zahl nicht merklich weniger. Die Abweichung in der Arbeit des überlasteten Muskels vom minder belasteten besteht also nicht etwa darin, dass der erstere sogleich mit einer Arbeitsperiode beginnt, die bei dem letzteren in einer späteren Zeit liegt, sondern der Verlauf beider Arbeiten ist sich völlig ähnlich, nur sind

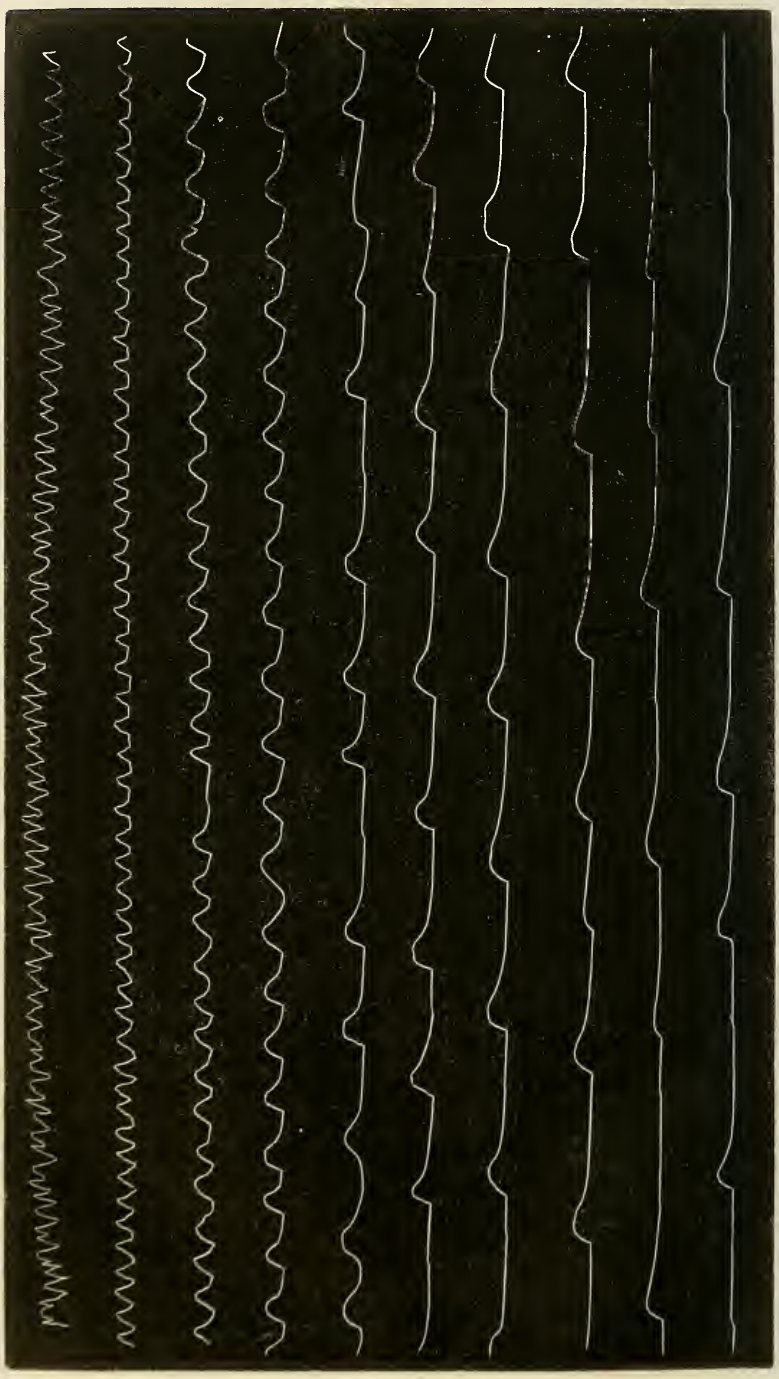


Fig. 18.

beim belasteteren Muskel die einzelnen Zuckungscurven niedriger, und die Energie sinkt rascher, die einzelnen Beharrungszustände sind daher kürzer, und die Erschöpfung der Erregbarkeit ist früher eingetreten. Besonders bemerkenswerth ist noch, dass die Verkürzungen am Ende des ganzen Arbeitsverlaufes lange nicht so weit auseinander liegen als beim unbelasteten Muskel. — Die Fig. 19 (a. f. S.) zeigt z. B. die Arbeit eines ausser dem Apparate noch mit 20 Gr. belasteten, 32,5 Mm. langen Gastrocnemius, der im Anfange des Versuches wie der vorige vollkommen kräftig war.

Die Erschöpfung der Erregbarkeit, die nach der Arbeit eintritt, ist eine vorübergehende. Lässt man den Muskel einige Zeit ruhen, so kann er, vorausgesetzt, dass er unterdessen nicht abgestorben ist, mit mehr oder minder Energie die Arbeit wieder beginnen. Eine derartige Erholung stellt jedoch gewöhnlich die frühere Leistungsfähigkeit nur theilweise wieder her, beim ausgeschnittenen Muskel immer nur theilweise, weil bei diesem zugleich die Einflüsse des Absterbens sich geltend machen. Auch dieser jedoch wird durch die Erholung wieder zu um so anhaltenderer Arbeit befähigt, eine je längere Ruhe man ihm gegönnt hat.

Nach einer kürzeren Erholung sinkt die Energie im Anfange der Arbeit ungemein rasch, es treten hier zuerst einige sehr schnell auf einander folgende, oft unregelmässige Zuckungen auf, nach deren Vorübergehen erst der arbeitende Muskel in einen langsameren Beharrungszustand geräth. So wurde z. B. der Gastrocnemius, der die Fig. 19 zeichnete, nach dieser Arbeit entlastet und dann $^1/_4$ Stunde lang der Ruhe überlassen. Als er dann wieder in Arbeit versetzt wurde, zeichnete er die Curve AB Fig. 20 (s. S. 193), bei B wurde der Strom unterbrochen.

Zuweilen sind die Arbeiten derartiger unvollständig erholter Muskeln auch in ihrem weiteren Verlaufe noch unregelmässig, ja manchmal selbst pausirend. Dies findet namentlich statt, wenn nach vorhergegangener vollständiger Erschöpfung die Ruhe eine sehr kurze war. Die Fig. 21 (s. S. 193) zeigt die Arbeit eines solchen Muskels, der, nachdem er durch vorausgegangenen Tetanus seine Verkürzungsfähigkeit völlig verloren hatte, nur einige Minuten der Ruhe war überlassen worden *).

Für einen sich erholenden Muskel ist es von Wichtigkeit, ob er während seiner Ruhe belastet ist oder nicht. Unter dem Einflusse einer Belastung geschieht die Erholung viel unvollständiger, sie wird, wenn die Belastung beträchtlicher ist, entweder ganz unmöglich, oder zuweilen wird während der Ruhe sogar die Verkürzungsfähigkeit

*) Diese Fälle entsprechen offenbar dem nach längerer continuirlicher Erregung eintretenden Stadium unregelmässiger Zusammenziehungen, sie sind also wie dieses pathologisch.

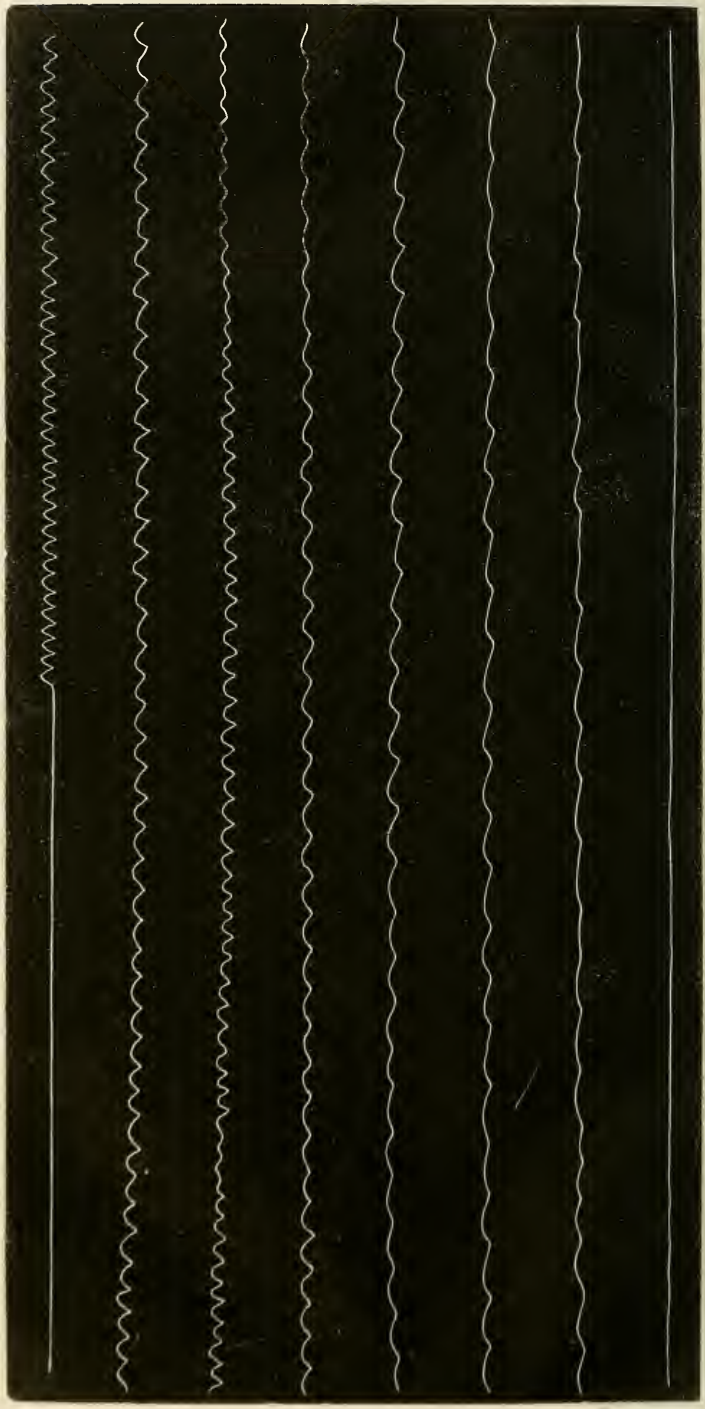


Fig. 19.

Fig. 20.

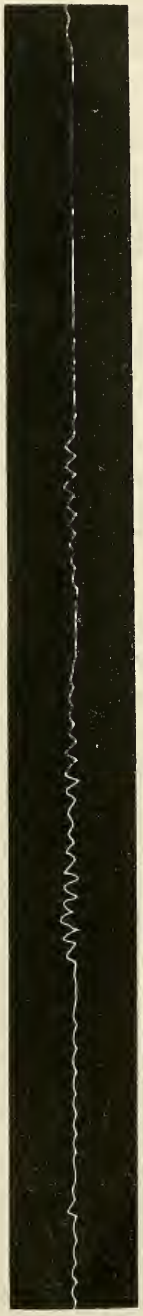


Fig. 21.

noch mehr verringert, der Muskel kann also ermüden nicht nur dadurch, dass er Gewichte hebt, sondern, wenn dieselben eine gewisse Grenze übersteigen, auch dadurch, dass er sie trägt. So wurde z. B. dem Muskel in Fig. 20, nachdem er die Curve *AB* gezeichnet hatte, wieder $^1/_4$ Stunde Ruhe gelassen, während derselben war er mit 20 Gr. belastet. Nach Verfluss dieser Zeit wurde er entlastet und wieder in Arbeit gesetzt. Die Linie *CD* giebt diese Arbeit; sie unterscheidet sich von der vorigen (*AB*) dadurch, dass zwar häufigere Zusammenziehungen in der gleichen Zeit erfolgen, dass aber diese Zusammenziehungen, namentlich Anfangs, von viel geringerer Grösse sind, während, wenn man einen Muskel unbelastet eine ebenso lange Zeit der Ruhe überlässt, nicht nur die Zahl sondern auch der Umfang der Contractionen sich erhöht.

Wir sehen hieraus, dass auf die Ermüdung zwei Momente von Einfluss sind: er-

stens die stattfindenden Verkürzungen und zweitens die zu bewältigenden Gewichte; jene verringern die auf einander folgenden Verkürzungen der Zahl nach, denn sie bedingen eine Verlängerung des Verlaufes jeder einzelnen Zuckung und der Zeitdauer der latenten Reizung; diese verringern die Verkürzungen dem Umfange nach, und ihr Einfluss kommt nachwirkend auch zur Geltung, wenn sie den Muskel während der Ruhe in Spannung versetzen, sobald er unmittelbar oder kurze Zeit nach dem Aufhören der Spannung zu arbeiten beginnt. Hier hat der Muskel nur ausgeruht in Bezug auf die Zahl der Verkürzungen in einer gegebenen Zeit. — Von diesem Gesichtspunkte aus erklärt sich jetzt auch der sonst auffallende Umstand, dass am Ende des Arbeitsverlaufes des belasteteren Muskels die einzelnen Verkürzungen lange nicht so weit auseinander liegen, als dies beim minder belasteten Muskel der Fall ist, und dass hingegen bei jenem der Grad der Verkürzung schon viel früher sinkt, so dass beim minder belasteten Muskel die Höhe der letzten Zusammenziehungen sogar beträchtlicher ist als diejenige, die dem belasteteren Muskel kurz nach dem Anfange seiner Arbeit möglich war. (Vergl. Fig. 18 u. 19.)

Denken wir uns demnach den Einfluss der Belastungen weg und bloss den Einfluss der bei der Verkürzung in Betracht kommenden elastischen Kräfte wirksam, so würde die Arbeit erst dadurch Null werden, dass die einzelnen Zusammenziehungen unendlich weit auseinander rückten; denken wir uns umgekehrt den Einfluss der Verkürzungen weg und bloss den Einfluss des Gewichtes wirksam, so würde die Arbeit zuletzt dadurch Null werden, dass die einzelnen Zusammenziehungen nur noch eine unendlich kleine Grösse erreichten. In der Wirklichkeit haben natürlich stets beide Einflüsse statt, nur bald der eine, bald der andere in überwiegendem Maasse.

Es wäre nun noch von Interesse, den Verlauf der Ermüdung unter der Bedingung zu untersuchen, dass zwischen den einzelnen Zusammenziehungen des Muskels grössere Erholungspausen von gleicher Dauer sich befänden. Ich habe die Untersuchung noch nicht auf diesen Gegenstand ausgedehnt, weil derselbe neue complicirtere Hülfsmittel erforderte. So viel lässt sich übrigens voraussagen, auch ohne einige der unendlich vielen hier möglichen Fälle genauer verfolgt zu haben, dass die Arbeit eine um so länger dauernde und ihre Leistung eine um so grössere sein werde, je länger die zwischen den Einzelcontractionen liegenden Erholungspausen sind; ja, es wird eine Grenze eintreten, bei der sowohl die Dauer als die Gesammtgrösse der Arbeit unendlich gross wird, dieser Fall wird dann eintreten, wenn die Dauer einer Ruhepause so lange ist, dass dem Muskel während derselben ein vollständiger Wiederersatz seiner Kräfte möglich wird. Im Versuche wird dieser Fall nie streng verwirklicht werden können, weil hier, namentlich beim ausgeschnittenen

Muskel, stets noch zugleich die Einflüsse des fortschreitenden Todes sich geltend machen.

§. 9.

Von den mechanischen Leistungen der Muskeln.

1. Geschichtliches.

Die Untersuchungen über die mechanischen Leistungen der Muskeln gehören grössten Theils einer längst vorübergegangenen Periode der Wissenschaft an; unsere Zeit hat nur sehr spärliches Material geliefert, man hat nicht nur vernachlässigt das Ueberkommene nach Kräften weiter auszubauen und zu vervollständigen, selbst schon Vorhandenes, das nicht immer ohne Werth war, ist zum Theil im Laufe der Zeit in Vergessenheit gerathen.

Die Ursache, warum dieser — aus dem Grunde, weil er zugleich praktisch sehr verwerthbar ist — wichtigste Theil einer Mechanik der Muskelbewegung in den verflossenen Jahrhunderten mit so viel grösserem Fleisse als in dem unserigen angebaut wurde, ist ein ziemlich naheliegender. Auch damals war es weniger der Physiologe, der sich mit Aufgaben dieser Art beschäftigte, als vielmehr der praktische Techniker oder auch der Probleme der angewandten Mechanik behandelnde Mathematiker. Es ist dies nicht zu verwundern, wenn man bedenkt, wie sehr noch die Physiologie im 17. und 18. Jahrhunderte gegen die damals aufblühenden mathematischen Wissenschaften im Schatten stand. Der Mechaniker, der zur Lösung gewisser Aufgaben bis zu einem bestimmten Grade eine Einsicht in die Wirkungsweise der Muskeln haben musste, konnte also damals beim Physiologen sich keinen Aufschluss holen, er musste, wollte er eine Einsicht gewinnen, selbst Hand ans Werk legen, um die nöthigen Beobachtungen oder theoretischen Betrachtungen anzustellen. So haben die hervorragendsten Geister des 18. Jahrhunderts, ein Euler, Bernoulli, Coulomb u. A., sich mehrfach und mit vielem Interesse mit der Untersuchung der Muskelleistungen beschäftigt. — Diese Untersuchungen tragen freilich das Gepräge ihrer praktischen Tendenz an der Stirn, weil sie zunächst aus dem Bedürfnisse des Praktikers hervorwuchsen, sie gehen selten oder nie auf die physiologischen Grundfragen zurück, nicht die Wirkungsweise des einzelnen Muskels interessirt sie, sondern es genügt ihnen, die Leistungen bestimmter Muskelcomplexe, wie sie bei bestimmten Arbeiten in Betracht kommen, und ihre möglichst zweckmässige Verwendung durch die Erfahrung zu ermitteln und etwa empirische Formeln hierfür aufzustellen. Nichtsdestoweniger sind diese Untersuchungen auch für den

Physiologen von Interesse, denn einmal finden wir darin zum Theil einen reichen Schatz von Erfahrungen über die Kraft und Leistungsfähigkeit der einzelnen muskulösen Theile bei bestimmten Bewegungsformen, zweitens aber ergeben sich aus dem Speciellen zuweilen werthvolle allgemeine Gesichtspunkte.

Die bewundernswerthen Fortschritte, welche die mechanische Technik in unserem Jahrhunderte gemacht hat, haben die Untersuchungen über die Muskelleistungen bei weitem nicht in gleichem Maasse gefördert, mehr und mehr ist die Betrachtung der Muskelkräfte aus den Schriften über industrielle Mechanik verstossen oder in ihnen auf einen sehr bescheidenen Raum zusammengedrängt worden, meistens hat man sich darauf beschränkt, einige von lange her überkommene Erfahrungsresultate wiederzugeben. Auch diese Erscheinung ist nicht bloss erklärlich, sie ist nothwendig bedingt durch die ganze Richtung, welche die Technik in unserer Zeit genommen hat. Die Kräfte der Menschen und Thiere sind zum grössten Theile durch die Dampfkraft ersetzt worden. Die Kräfte der leblosen Natur hat der Mensch sich dienstbar gemacht, um seine eigenen kostbareren Kräfte zu sparen und für Edleres verwerthen zu können. Mehr und mehr wird die Anwendung der menschlichen Muskeln als Beweger auf die Fälle beschränkt, wo eine bis jetzt durch Mechanismen nicht ersetzbare Intelligenz bei einer Arbeit nothwendig ist. Diese Fälle sind aber meistens zugleich solche, wo weniger die rohe Kraft als eine vorsichtige Leitung derselben in Betracht kommt, wo also mehr eine Anstrengung des Gehirnes als der Muskeln gefordert wird. Die thierischen Motoren sind also nur in dem Maasse aus den mechanischen Schriften bereits verdrängt worden und werden noch weiterhin verdrängt werden, als die Praxis ihnen das bewegte Wasser, den Wasserdampf, den Elektromagnetismus ersetzt hat oder noch ersetzten wird.

So bleibt denn dem Physiologen allein jetzt die Aufgabe, das von den Anderen verlassene Gebiet wieder zu bebauen. Zuvor aber wird es angemessen sein — wenn auch der Standpunkt, von dem aus, und die Absicht, mit der wir die Untersuchung beginnen, andere sind — das von Jenen hinterlassene Material einer kurzen Besichtigung zu unterwerfen.

Die erste wichtige Arbeit, die wir in der Literatur über Muskelbewegung vorfinden, ist — wenn wir die älteren Schriften von Aristoteles, Gassendi u. A., die nichts für uns mehr Verwerthbares enthalten, übergehen — das Werk von Joh. Alphons Borelli über die thierischen Bewegungen *). Es ist diese Arbeit rein im theoreti-

*) J. A. Borelli, de motu animalium. Hagae Comitum 1743. Editio nova. Tom. I. et II.

schen Interesse und vom physiologischen Standpunkte aus unternommen, und es können sich darum die oben von uns gemachten Bemerkungen nicht auf dieselbe beziehen. — Das Werk des Borelli ist basirt auf für die damalige Zeit gründliche anatomische und mathematische Kenntnisse, und es ist ein bewundernswerther Fleiss auf seine Ausarbeitung verwandt. So ist es erklärlich, dass dasselbe sogar jetzt noch als Ganzes unerreicht dasteht, denn, ist es auch in manchen Theilen, wie z. B. in der Theorie der Gehbewegungen, durch die Forschungen der neueren Zeit in den Schatten gestellt worden, so ist doch die Borelli'sche Untersuchung entweder die einzige oder doch die beste, die wir selbst heute noch über eine Menge anderer Bewegungsformen besitzen. — Borelli war es nicht beschieden, selbst die letzte Hand an das Werk zu legen, auf das er den Fleiss eines grossen Theiles seines Lebens verwandt hatte, und dem ein grösseres Werk über die von der Schwerkraft abhängigen Bewegungen*) nur als Einleitung dienen sollte. Es wurde zum ersten Male nach seinem Tode 1680 herausgegeben**).

Das Werk zerfällt in zwei Theile: der erste behandelt die sichtbaren, äusserlichen Bewegungen der Thiere (Muskelbewegungen), der zweite Theil behandelt die Ursachen der Muskelbewegung und die inneren Bewegungen der Säfte in den Gefässen und Eingeweiden; nur der erste Theil ist für uns noch von Interesse, der letzte ist in jeder Beziehung veraltet***).

Er betrachtet in jenem zuerst die Beuge- und Streckbewegungen der einzelnen Glieder und dann die zusammengesetzten Bewegungen, wie das Gehen, Fliegen, Schwimmen. Die hier gelösten Aufgaben gehören also durchweg der speciellen Muskelphysiologie an; die allgemeinen Resultate, die Borelli aus diesen specielleren Untersuchungen ableitet und gelegentlich einschaltet, sind folgende:

1) Die absolute Kraft, welche ein Muskel irgend eines Thieres ausübt, ist stets grösser als das Gewicht, das er zu heben hat, niemals kleiner, erstens weil die Muskeln immer nahe an Gelenken sich an-

*) J. A. Borelli, de vi percussionis et motionibus naturalibus a gravitate pendentibus. Lugd. Batav. 1686. (Editio Belgica I.) T. I et II.

**) Borelli war 1608 zu Neapel geboren. Schon früh zum Katheder berufen, lehrte er über philosophische und mathematische Fächer, zuerst zu Florenz, dann zu Pisa und in den letzten Jahren seines Lebens in seiner Vaterstadt Neapel, wo er 1679 starb.

***) Was die Ursachen der Muskelbewegung betrifft, so führt Borelli dieselben zurück auf eine eigenthümliche Hypothese über die Structur des Muskels. Dieser besteht nämlich nach ihm aus einem Maschenwerke von Rhomben (machinulae rhomboidales), die in Längsreihen zusammenhängen und dadurch, dass sie alle gleichzeitig kürzer und breiter werden, die Zusammenziehung bedingen. Ein bekanntes Spielwerk, das die Kinder zum Aufstellen hölzerner Soldaten benutzen, verdeutlicht diese Theorie am besten.

setzen, also der Hebelarm der Muskelkraft sehr klein ist, während der Hebelarm, an dem die Last wirkt, ein grösserer ist, und zweitens, weil alle Muskeln unter einem sehr schiefen Winkel sich an die Knochen inseriren, während das Gewicht der zu bewegenden Glieder und meistens auch die Last Kräfte sind, deren Richtung mit dem in Bewegung gesetzten Knochen einen dem rechten sich nähernden Winkel bildet*). — Der Beleg hierzu wird durch viele Beispiele geliefert, so ist z. B. die Kraft, welche die Musc. biceps und brachialis internus vereint beim Beugen des Vorderarmes ausüben, bloss nach dem Verhältnisse der Hebelarme ungefähr das Zwanzigfache des Gewichtes, das sie tragen können, dieses Gewicht kann aber 28 Pfund, somit die ganze von den beiden Muskeln aufgewendete Kraft mindestens 560 Pfund betragen. — Borelli widerlegte so zuerst die gewöhnlich gelehrte Ansicht, der auch Aristoteles und noch Gassendi huldigte, wonach die Muskeln mit geringer Kraftanstrengung sehr beträchtliche Gewichte sollten zu heben vermögen, eine Ansicht, die offenbar lediglich entsprungen war aus dem damals herrschenden Bestreben, aus Allem eine geheime Weisheit der Natur herauszufinden.

2) Die Kraft, welche ein Muskel ausübt, ist um so beträchtlicher, je grösser sein Querschnitt, d. h. je grösser die Zahl der Fasern ist, die ihn zusammensetzt. Bei gleichlangen Muskeln verhalten sich daher die gehobenen Gewichte wie die Querschnitte, die Höhen, zu denen die Gewichte gehoben werden, sind gleich, und die Wirkungen verhalten sich wie die Querschnitte.

3) Die Höhe, zu der ein Muskel ein Gewicht hebt, ist um so grösser, je länger der Muskel ist. Von gleich dicken Muskeln werden daher gleich grosse Gewichte zu Höhen gehoben, die sich verhalten wie die Muskellängen, und die Wirkungen verhalten sich in diesem Falle gleichfalls wie die Längen der Muskeln.

4) Bei Muskeln, die sowohl von verschiedener Länge als von verschiedener Dicke sind, verhalten sich die gehobenen Gewichte wie die Querschnitte, die Erhebungshöhen wie die Längen der Muskeln, und die Wirkungen stehen im zusammengesetzten Verhältnisse**).

---

*) A. a. O. Cap. VIII, p. 27 u. f.

**) Ich kann nicht umhin, die drei letzten Borelli'schen Sätze, die sich a. a. O. Cap. XVII, p. 135 und 136 finden, wörtlich hierher zu setzen:

Propositio 121. Si duo musculi ejusdem animalis fuerint aeque crassi, scil. compositi ex pari multitudine fibrarum, sed eorum longitudines inaequales fuerint, suspendent quidem aequalia pondera: at potentiae motivae et altitudines suspensionum eandem proportionem habebunt quam longitudines musculorum.

Propositio 122. Si vero altitudines musculorum fuerint aequales et crassities eorum inaequales, potentiae motivae et pondera suspensa proportionalia erunt crassitiebus musculorum, at pondera ad aequales altitudines ascendent.

Propositio 123. At, si tam altitudines quam crassities musculorm inaequales

Borelli's Hoffnung, dass durch die eigenen und seiner Nachfolger Bestrebungen die Lehre von den thierischen Bewegungen bis zu dem Grade ausgebildet werde, um eine ebenbürtige Schwester der Astronomie und der übrigen Zweige der mathematischen Physik zu bilden*), verwirklichte sich nicht, denn die Nachfolger fehlten, sein Werk blieb vereinzelt und musste vereinzelt bleiben, denn für den damaligen Stand physiologischen Wissens war es der überhaupt erreichbaren Grenze ziemlich nahe gekommen, ja von der Mehrzahl der Physiologen der folgenden Zeit, die weniger einer mathematischen Richtung huldigten, wurden Borelli's Leistungen offenbar nicht nach Verdienst gewürdigt. So enthält auch das beinahe hundert Jahre später erschienene grosse Haller'sche Werk, die Elementa Physiologiae, das sonst so ausführlich die Resultate aller früheren Arbeiten wiedergiebt, nur Weniges und oft gerade das minder Wichtige von den Borelli'schen Untersuchungen. Haller ist z. B. noch ganz im Unklaren über die Abhängigkeit der Muskelkraft von den Dimensionen des Muskels. Während Hamberger und Sauvages hierin ganz richtig Borelli folgten, glaubte Haller — der an Fleiss und Gelehrsamkeit Alle übertraf, an Klarheit und logischer Schärfe aber sehr jenen seinen Zeitgenossen nachstand — dass die Muskelkraft weder vom Querschnitte, noch vom Gewichte (Pitcarnius) abhänge, die beide auch durch die Menge von Fett, Blut, Sehnensubstanz verändert würden; der Grad der Muskelkraft sei vielmehr bedingt durch die Zahl und die Lage der Nerven, die Irritabilität, die Art des Reizes u. s. w.**). Dass letztere Umstände natürlich von wesentlichem Einflusse seien, war wohl Niemand entgangen, Haller aber sah nicht ein, dass es sich im vorliegenden Falle nur darum handelte, das Verhältniss der Kraft zweier Muskeln von verschiedenen Dimensionen zu bestimmen, die sich unter im Uebrigen gleichen Bedingungen befinden.

Die Schriftsteller, die zunächst nach Borelli sich mit unserem Gegenstande beschäftigten, wie Désaguliers, de la Hire, Parent, gingen grösstentheils von praktischen Gesichtspunkten aus.

Das Werk von Désaguliers***), das mir nicht zu Gebote steht, aus dem aber Haller Mehreres mittheilt, scheint Nichts von besonderem Interesse zu enthalten. Ausser sehr vielen Beispielen von aussergewöhnlicher Stärke, die in der damaligen Litteratur sehr beliebt waren†), enthält es Angaben über die Lasten, die einzelne

---

fuerint, pondera suspensa erunt ut crassities musculorum: at potentiae motivae compositam proportionem habebunt ex ratione crassitierum et longitudinum.

„Potentia motiva" glaubte ich am besten mit „Wirkung" übersetzen zu können.

*) A. a. O. Prooemium p. 1.

**) Elem. Phys. T. IV, p. 296.

***) Course of experim. philosoph. T. I.

†) S. derartige Beispiele bei Haller, Elem. Phys. T. IV, p. 484.

Muskelgruppen zu tragen vermögen, und Vergleichungen der Muskelkraft verschiedener Nationen, die übrigens sehr oberflächlich zu sein scheinen: so sollen z. B. sieben Franzosen auf fünf Engländer zu rechnen sein und dagegen ein Türke die Stärke von zwei Engländern haben.

De la Hire*) sucht zuerst die Arbeit, die einzelne Muskeln des Körpers zu leisten vermögen, durch die Beobachtung zu bestimmen. So können nach seiner Angabe die Muskeln der Beine und Schenkel eines Menschen von mittlerer Stärke 290 Pfund 2 bis 3 Fuss hoch heben**), denn das Gewicht eines solchen Menschen könne man auf 140 Pfund schätzen, und es könne derselbe recht gut aus einer Stellung mit gebeugten Knieen sich erheben, wenn er noch mit 150 Pfund belastet ist. Aehnlich schätzt er die Kraft der Lendenmuskeln auf 170 Pfund, die Kraft der Schulter- und Armmuskeln auf 160 Pfund. — Um die Kraft des ganzen Menschen zu bestimmen, hierzu sei es jedoch nicht ausreichend, die Kräfte der einzelnen Muskeln zu summiren, denn jene hänge überdies noch ab von der Richtung des Weges und von der Richtung des Körpers. So kann ein Mensch, der 150 Pfund auf einer Horizontalebene tragen kann, damit keinen Berg oder keine Treppe hinansteigen. Denn die Last wird getragen, indem der gemeinsame Schwerpunkt des Körpers und der Last in einem Bogen um den vorderen Fuss sich drehen, die Drehung um dieses Centrum geschieht durch die vorwärtsstossende Kraft der Muskeln des anderen Beines. Der Mensch kann nur dann gehen, wenn der Bogen, den der Schwerpunkt seines Körpers und der Last beschreibt, und somit auch der Sinus versus der Hälfte dieses Bogens, d. i. die Höhe, bis zu welcher die Last gehoben wird, nicht zu gross ist. Ein belasteter Mensch kann daher auf einer Horizontalebene um so leichter gehen, je kleinere Schritte er macht, und eine Treppe kann er nur dann hinansteigen, wenn die Stufen hinreichend klein sind. — Aehnliche geometrische Betrachtungen führen de la Hire zu dem Resultate, dass ein Mensch, wenn er in horizontaler Richtung zieht und dabei stark vorwärts geneigt ist, eine viel geringere Kraft ausübt, als wenn er rückwärts geneigt ist; aus diesem Grunde sollen die Schiffer ihre Ruder stets von vorn nach hinten und nicht in umgekehrter Richtung ziehen.

Parent***) geht von dem Grundsatze aus, dass alle thierischen Bewegungen zurückzuführen seien auf Gesetze der Mechanik, indem er dabei an das schon durch Borelli Geleistete erinnert. Für eine

*) Mémoires de l'Acad. des sciences 1699, p. 153.

**) 1 Pfund altfranz. Gewicht ist = 0,48951 Kilogr. und 1 Fuss altfranz. Maass = 0,32484 Meter.

***) Histoire de l'Acad. 1714, p. 93. — Vergl. auch Hist. de l'Acad. 1702, p. 95.

unmittelbar aus diesem Grundsatze sich ergebende Folgerung hält er es, dass der Effect der Kraft eines Menschen wie der Effect jeder anderen Kraft unter allen Umständen derselbe sei, und dass man daher, da der Effect einer Maschine niemals grösser sein kann, als der natürliche Effect der Kraft, der sie bewegt, durch einen Menschen oder ein Thier stets dieselbe Summe von Arbeit könne verrichten lassen. Wenn also ein Mensch 24 Pfund tragen kann, indem er 1000 Toisen in einer Stunde macht*), so werde derselbe Mensch 24000 Pfund tragen, wenn er nur eine Toise in einer Stunde mache.

In einen, wenn auch nicht so handgreiflichen, doch ähnlichen Irrthum ist Daniel Bernoulli**) verfallen. Er weiss wohl, dass die Arbeit durch die Ermüdung abnimmt, und dass es überhaupt eine gewisse Grenze der Leistungsfähigkeit giebt, bis zu der eine Arbeit überhaupt nur möglich ist. Aber er setzt voraus, dass innerhalb dieser Grenzen der Leistungsfähigkeit die Ermüdung eines Menschen seiner Arbeit proportional sei. Er leitet dies daher, dass bei der Muskelzusammenziehung ein Verlust an thierischen Geistern stattfände. „Denn", sagt er, „die thierische Oekonomie liefert täglich nur eine bestimmte Summe thierischer Geister, und da man den Effect einer bestimmten Arbeit misst durch die Menge der hervorgebrachten lebendigen Kräfte, so muss die gleiche Ermüdung, da sie durch den nämlichen Aufwand an thierischen Geistern veranlasst ist, bei jeder Art von Arbeit einen gleichen Effect hervorbringen." Alle Menschen von gleicher Constitution würden also, nachdem sie gleiche Effecte hervorgebracht haben, gleich ermüdet sein, und das Product aus der Last in die zurückgelegte Wegstrecke wäre für jeden Ermüdungsgrad constant. — Weiter glaubt Bernoulli, dass sich um so mehr ein mittleres Maass der Muskelkraft aufstellen lasse, als erfahrungsgemäss die tägliche Arbeit, deren Menschen selbst von sehr verschiedener Constitution in einer grösseren Reihe auf einander folgender Tage fähig seien, nicht erheblich differire, wenn auch der Eine während einiger Stunden drei- bis viermal mehr arbeite, als der Andere, so gleiche dies sich in einer längeren Zeit durch die grössere Ausdauer des letzteren wieder aus. Nach einer grösseren Zahl von Beobachtungen könne man annehmen, dass ein Mensch, der jeden Tag eine gewisse Arbeit vollbringt und jeden Tag acht Stunden arbeitet, in der Secunde 20 Pfund 3 Fuss hoch hebe oder 60 Pfund 1 Fuss hoch, dies macht während 8 Stunden 1728000 Pfund auf 1 Fuss Höhe.

Auch Euler hat sich einigemale, aber weniger auf Beobachtungen gestützt, als vom theoretischen Standpunkte aus, mit der Betrachtung

*) Eine Toise ist = 1,94904 Meter.

**) Recherches sur les moyens de suppléer à l'action du vent, p. 4. Prix de l'Académie 1753. T. VII.

der Muskelleistungen beschäftigt. Die specielle Aufgabe, die er sich stellte, war, die Arbeit, die ein Mensch bei verschiedenen Geschwindigkeiten und beim Tragen verschiedener Lasten zu leisten vermag, zu bestimmen, wenn die Kraft, die ein ruhender Mensch ausüben kann, und die grösste Geschwindigkeit eines unbelastet laufenden Menschen bekannt sind. Die letzteren, die leicht durch den Versuch gefunden werden können, nennt er absolute Kraft und absolute Geschwindigkeit, die ersteren relative Kraft und relative Geschwindigkeit.

In seiner Scientia navalis*) setzt Euler, wenn die Kraft, die der ruhende Mensch ausübt, $= p$, und der von der grössten Geschwindigkeit des freilaufenden Menschen abhängige Weg $= a$ ist, die Kraft, die bei einer den Weg v zu Stande bringenden Geschwindigkeit ausgeübt werden kann,

$$= p\left(1 - \frac{v}{a}\right).$$

Beobachtungen gemäss könne man in dieser Formel setzen $a = 1$ Meile in der Stunde und $p = 50$ Pfund.

In einer späteren Abhandlung, die diesen Gegenstand eingehender behandelt**), hat jedoch Euler einer anderen Formel den Vorzug gegeben und ebenso die numerischen Angaben über die absolute Kraft und Geschwindigkeit verändert. Die Kraft, welche ein ruhender Mensch ausüben kann, nimmt er hier zu 70 Pfund an, sie sei $= M$, und die grösste Geschwindigkeit des freilaufenden Menschen zu 6 Fuss in der Secunde, sie sei $= \sqrt{c}$ oder abhängig von der Weglänge c, so ist der in einer Secunde zurückgelegte Weg $c = 0{,}576$ Fuss***). — Der Mensch hat, wenn er das Gewicht M trägt, keine Geschwindigkeit, und wenn er mit der Geschwindigkeit $\sqrt{c}$ läuft, kann er kein Gewicht tragen. Es drücke nun $\sqrt{v}$ eine beliebige geringere Geschwindigkeit aus, und Q sei die ebenfalls geringere Kraft, die der Mensch dabei ausüben kann. Q muss eine solche Function von v sein, dass, wenn man $v = 0$ setzt, $Q = M$ wird; macht man aber $v = c$, so wird $Q = 0$; diesen Bedingungen kann auf unzählige Weisen Genüge geschehen, z. B. wenn man setzt $Q = M\left(1 - \frac{v^n}{c^n}\right)^m$. Es scheint der Erfahrung am meisten zu entsprechen, wenn man hierin nimmt $n = {}^1/_2$ und $m = 2$, also

*) L. Euler, Scientia navalis. Petropol. 1749. T. II, p. 290.

**) De promotione navium sine vi venti. p. 3. Prix de l'Acad. 1753. T. VIII.

***) Denn nach einem bekannten Satze der Mechanik ist $c = \frac{(\sqrt{c})^2}{2g}$, wenn $g = 31{,}25$ Fuss die in einer Secunde erlangte Beschleunigung durch die Schwere bedeutet. Unter $\sqrt{c}$ versteht also Euler streng genommen nur eine im Verhältniss der Quadratwurzel von c wachsende Zahl.

$$Q = M\left(1 - \frac{\sqrt{v}}{\sqrt{c}}\right)^2.$$

Die Richtigkeit dieser Formel sucht Euler überdies durch folgende Betrachtung wahrscheinlich zu machen: wenn das Wasser eines Stromes mit einer Geschwindigkeit $\sqrt{c}$ eine in den Strom gestellte Ebene ff trifft, so übt es auf diese eine Wirkung ffc aus, aber wenn die Ebene mit derselben Geschwindigkeit $\sqrt{c}$ wie der Strom und in derselben Richtung vorwärts schreitet, so wird gar keine Wirkung auf sie ausgeübt; bewegt sie sich aber mit einer geringeren Geschwindigkeit $\sqrt{u}$, so ist die ausgeübte Wirkung $= ff(\sqrt{c} - \sqrt{u})^2$; ffc entspricht unserem obigen M, daher $ff = \frac{M}{c}$, die Kraft Q, welche der Geschwindigkeit $\sqrt{u}$ entspricht, wird daher $= M\left(1 - \frac{\sqrt{u}}{\sqrt{c}}\right)^2$.

Mittelst des Vorausgegangenen lässt sich noch bestimmen, auf welche Weise sich der günstigste Effect aus der menschlichen Kraft ziehen lässt. Wir nehmen zu diesem Zwecke an, ein Mensch erhebe mittelst einer Kurbel von der Länge r ein an einem Cylinder vom Halbmesser a hängendes Gewicht P, und seine Geschwindigkeit sei dabei $= \sqrt{v}$. Die Geschwindigkeit, mit der das Gewicht gehoben wird, ist dann $= \frac{a}{r}\sqrt{v}$. Die Kraft des mit der Geschwindigkeit $\sqrt{v}$ arbeitenden Menschen ist aber nach dem Vorigen $= M\left(1 - \frac{\sqrt{v}}{\sqrt{c}}\right)^2$, das Moment dieser Kraft ist gleich dem Momente der Last, also $Pa = Mr\left(1 - \frac{\sqrt{v}}{\sqrt{c}}\right)^2$; hieraus folgt $\frac{a}{r} = \frac{M}{P}\left(1 - \frac{\sqrt{v}}{\sqrt{c}}\right)^2$. Die Geschwindigkeit, mit der P gehoben wird, ist also $= \frac{M}{P}\left(1 - \frac{\sqrt{v}}{\sqrt{c}}\right)^2 . \sqrt{v}$. Diese hängt vorzugsweise ab von $\sqrt{v}$, d. h. von der Geschwindigkeit des arbeitenden Menschen. In zwei Fällen nämlich wird das Gewicht gar nicht gehoben: erstens, wenn $v = 0$ und zweitens, wenn $v = c$ ist. Bei allen zwischenliegenden Werthen bewegt sich das Gewicht mit mehr oder minder Schnelligkeit, und es muss einen Werth von $\sqrt{v}$ geben, bei dem die Erhebungsgeschwindigkeit die grösste ist, wobei also der Mensch den grössten Effect ausübt. Jener Werth von v ist mittelst der Methode der Maxima und Minima zu bestimmen. Setzen wir zu diesem Zwecke $\sqrt{v} = z$ und $\sqrt{c} = e$, so haben wir $z\left(1 - \frac{z}{e}\right)^2$, dies differenzirt und $= 0$ gesetzt, giebt

$$dz\left(1 - \frac{z}{e}\right)^2 - 2 . \frac{z\,dz}{e}\left(1 - \frac{z}{e}\right) = 0.$$

Hierauf folgt $z = \frac{1}{3}e$ oder

$$\sqrt{v} = \tfrac{1}{3}\sqrt{c}.$$

Die Geschwindigkeit, bei welcher der Mensch den grössten Effect ausübt, ist also $\frac{1}{3}$ der Geschwindigkeit, deren er fähig ist, wenn er keine Last trägt. Es ist $v = \frac{1}{9}c$, daher der Weg, welcher dieser nützlichsten Geschwindigkeit entspricht, = 0,064 Fuss, und die Kraft, welche der mit dieser Geschwindigkeit arbeitende Mensch ausübt, ist $= \frac{4}{9}M$, oder, da $M = 70$ Pfund, ungefähr $= 33\frac{1}{3}$ Pfund *).

Schulze **) machte den Versuch, die beiden von Euler gegebenen Formeln durch das Experiment zu prüfen. Er hat die Euler'schen Formeln im Ausdrucke etwas abgeändert, indem er unmittelbar die absoluten und relativen Geschwindigkeiten statt der mittelst derselben zurückgelegten Wege einführt. Er schreibt daher die erste Formel

$$p = P\left(1 - \frac{c^2}{C^2}\right),$$

die zweite Formel

$$p = P\left(1 - \frac{c}{C}\right)^2,$$

in beiden bedeuten P und C absolute Kraft und absolute Geschwindigkeit, p und c relative Kraft und relative Geschwindigkeit ***). — Schulze nahm zu diesen Versuchen 20 Männer ohne Auswahl von verschiedener Grösse und Constitution, liess sie wägen und messen und bestimmte zuerst die Kraft, die sie beim verticalen Aufheben von Gewichten ausüben konnten, es zeigte sich, dass die Grösse der Menschen sehr von Einfluss auf die Höhe war, zu der sie ein Gewicht heben konnten, und dass diese Höhe viel rascher abnahm, als das Gewicht zunahm. — Um sodann die Kraft, welche der Mensch in horizontaler Richtung ausüben kann, zu bestimmen, wurde in folgender Weise verfahren: um eine kupferne Rolle war eine Seidenschnur gewunden, an der auf der einen Seite ein Gewicht hing, während auf der anderen Seite ein Arbeiter dieses im Gleichgewicht hielt. In einer ersten Versuchsreihe liess der Arbeiter die Schnur über die Schultern gehen, in einer zweiten hielt er sie einfach mit den Armen.

---

*) Die vorstehenden Untersuchungen werden von Christian (traité de mécanique industrielle. Paris 1822. T. I, p. 470) Daniel Bernoulli statt Euler zugeschrieben. Diese Verwechselung ist ohne Zweifel dadurch verursacht, dass die Abhandlungen Beider, veranlasst durch eine Preisfrage der Pariser Academie vom Jahre 1753, über denselben Gegenstand handeln. Die Bernoulli'sche Abhandlung, die den Preis erhielt, und aus der wir oben das uns Angehende mitgetheilt haben, findet sich jedoch im siebenten Bande, die Euler'sche, der nur das Accessit zuerkannt wurde, im achten Bande der Prix de l'Académie.

**) Mémoires de l'Acad. de Berlin 1783, p. 333.

***) In dieser abgeänderten Weise haben seither diese Formeln als Euler'sche sich aus einem Werke über Mechanik ins andere übergeschleppt, immer jedoch, wie dies auch Schulze thut, ohne Angabe der Stelle, wo sie sich bei Euler finden.

Das Gewicht, das der Arbeiter gerade nur im Gleichgewichte zu erhalten vermochte, ohne demselben eine Bewegung zu ertheilen, war dann gleich der absoluten Kraft in horizontaler Richtung; dieses Gewicht war etwas grösser, wenn die Schnur über die Schultern ging, als wenn sie bloss mit den Armen gehalten wurde. — Um die absolute Geschwindigkeit der 20 Männer zu bestimmen, liess Schulze sie nach einem genau 12000 Fuss entfernten Platz eilen und bestimmte die Zeit, die sie dazu brauchten. — Die Resultate dieser Versuchsreihen sind in Tabellen mitgetheilt, es ergiebt sich aus ihnen im Mittel $C = 5{,}3$ Fuss und für die in horizontaler Richtung ausgeübte Kraft $P = 105$ Pfund.

Nachdem so die absolute Kraft und absolute Geschwindigkeit bestimmt waren, wurden die relative Kraft und relative Geschwindigkeit auf folgende Weise gemessen. Schulze liess eine zu diesem Zwecke verfertigte einfache Maschine durch ein Gewicht von 215 bis 220 Pfund in Bewegung setzen, das Werk nahm dadurch eine Bewegung an, die, nachdem sie gleichförmig geworden war, 2,41 bis 2,47 Fuss in der Secunde betrug. Nun wurden diesem Gewichte sieben Arbeiter substituirt, sie konnten das Werk mit einer Geschwindigkeit von 2,45 Fuss in der Secunde bewegen; dies giebt sonach die relative Geschwindigkeit $c = 2{,}45$, die absolute Geschwindigkeit C ist nach dem Vorigen $= 5{,}3$ und die absolute Kraft P der sieben Arbeiter $= 730$ Pfund. Substituirt man diese Werthe in die zwei Formeln, so ergiebt sich aus der Formel $p = P\left(1 - \frac{c}{C}\right)^2$

$$p = 205 \text{ Pfund},$$

was nahe genug mit dem Versuche übereinstimmt. Diese Formel ist daher praktisch brauchbar. Die frühere Euler'sche Formel $p = P\left(1 - \frac{c^2}{C^2}\right)$ giebt hingegen $p = 153$ Pfund, sie liefert also für die relative Kraft einen zu kleinen Werth.

Eine beinahe rein theoretische, leider nur von einer allzu spärlichen Beobachtungsgrundlage ausgehende Untersuchung der Muskelkräfte lieferte Lambert*). Wir wollen eine kurze Uebersicht über den Gedankengang dieser ziemlich umfangreichen Untersuchung zu geben versuchen, da sie, wenn auch unserem heutigen Standpunkte nicht mehr ganz anpassend, doch manches Werthvolle enthält, das in Vergessenheit gerathen ist und das vielleicht künftigen Forschungen über ähnliche Gegenstände als Ausgangspunkt dienen könnte.

Die Kräfte, die bei der Bewegung des Menschen, mag er nun frei gehen oder auf irgend eine Weise noch Lasten befördern, in Be-

*) Mémoires de l'Acad. de Berlin. Année 1776, p. 19. Sur les forces du corps humain.

tracht kommen, sind die Muskelkräfte und die Schwerkraft. Beide können sich je nach Umständen gegenseitig unterstützen oder einander entgegenwirken. Die Muskeln können nach zwei Richtungen hin geübt werden: erstens in ihrer Beweglichkeit und zweitens in ihrem Vermögen Lasten zu tragen; beide Eigenschaften sind durchaus verschieden von einander und finden sich gewöhnlich bei einem und demselben Menschen durchaus nicht in gleichem Maasse ausgebildet. Die in einem Falle aufgewendete Muskelkraft kann nun nicht beurtheilt werden nach der dem Körper ertheilten Geschwindigkeit, da auf diese zugleich die Schwere von Einfluss ist, sondern lediglich nach ihrem Intensitätsgefühle, denn unsere Kräfte werden uns in dem Maasse fühlbar, als wir sie anwenden. Man kann die menschlichen Kräfte wie ein immaterielles Wesen betrachten, im Vergleiche zu dem der Körper eine todte zu bewegende Masse ist. Wenn der ganze Körper bewegt werden soll, so kann man sich seine Masse in seinem Schwerpunkte vereinigt denken; die Kraft, die auf ihn wirkt, hat die mittlere Richtung und mittlere Intensität aller Einzelkräfte. Der Effect der Muskelkräfte ist viel rascher als der der Schwere, denn selbst, wenn man vertical in die Höhe springt, ertheilt man dem Schwerpunkte mehr Geschwindigkeit, als die Schwere während derselben Zeit zerstören kann.

Es sei in dem Falle, wo der Mensch sich vertical erhebt, das Gewicht seines Körpers $= P$, das der Last $= q$, so muss er nothwendig eine Kraft anwenden, die grösser ist als $P + q$, wir bezeichnen sie mit $P + K$, dann wird $(P + K) - (P + q) = K - q$ der Theil der Kraft sein, der Bewegung hervorbringt, während der andere Theil dazu verwandt wird, den Körper auf den Füssen zu erhalten und dem Gewichte q das Gleichgewicht zu halten. Es sei dx das Zeitelement und dh das Element der Erhebungshöhe, so ist

$$dh = \frac{K - q}{P + q}\, dx.$$

Der Körper des Menschen nimmt nun successiv verschiedene Höhen ein, bleibt in allen diesen Lagen der Werth von K constant, so ist

$$h = \frac{K - q}{P + q}\, x + \text{Const.}$$

Wenn hingegen K sich ändert, so wird man für das Integral setzen können

$$h = n . \frac{K - q}{P + q},$$

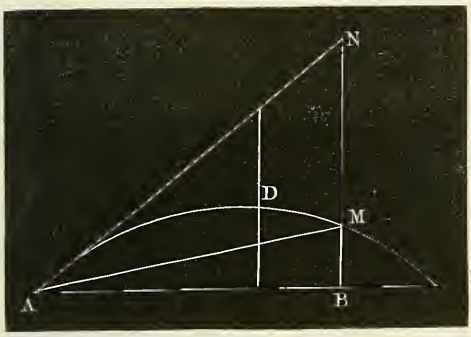
wo n ein Coëfficient ist, der durch den Versuch bestimmt wird. — Um n zu finden, setzen wir einen Menschen voraus, dessen ganze Kraft K gleich seinem eigenen Gewichte P ist. Dieser Mensch habe keine Last zu tragen und springe vertical in die Höhe (indem er

anfänglich seine Kniee beugt, um desto kräftiger zu springen); er wird sich hierbei nicht viel höher als 2 Fuss erheben. In diesem Falle ist also $q = 0$, $K = P$, $h = 2$, dies giebt $n = 2$, und darnach die obige Formel

$$h = 2\,\frac{K - q}{P + q}.$$

Hieran schliesst sich der Fall, wo ein Mensch in einer gegen den Horizont geneigten Ebene aufwärts springt. AM (Fig. 22) sei die geneigte Ebene, ADM die Parabel, welche der Schwerpunkt des Körpers und der Last durchläuft, AN sei die Anfangstangente und NM eine Senkrechte auf die Horizontallinie AB. — c sei die Tangentialgeschwindigkeit des Anfangs, es sei ferner $\angle\ MAB = \eta$, $\angle\ NAB = \omega$, und $\frac{1}{2}\,\tau$ sei die Zeit, die man braucht, um den Bogen ADM zu durchlaufen. (Diese Zeit nennt Lambert $\frac{1}{2}\tau$, weil man bei jedem Schritte eine gleiche Zeit $\frac{1}{2}\,\tau$ brauche, um sich auf den nächsten Schritt vorzubereiten.) Man hat daher

Fig. 22.



$AN = \frac{1}{2}\,c\tau$, $AB = \frac{1}{2}\,c\tau\,.\,cos.\,\omega$, $AM = x = \frac{1}{2}\,c\tau\,.\,cos.\,\omega\,.\,sec.\,\eta$, $BN = \frac{1}{2}\,c\tau\,.\,sin.\,\omega$, $BM = \frac{1}{2}\,c\tau\,.\,cos.\,\omega\,.\,tang.\,\eta$, $NM = \frac{1}{2}\,c\tau\,(sin.\,\omega - cos.\,w\,.\,tang.\,\eta) = \frac{1}{2}\,c\tau\,.\,sin.\,(\omega - \eta)\,.\,sec.\,\eta$. Man hat aber auch $NM = \frac{1}{4}\,g\tau^2$. Macht man beide Ausdrücke gleich, so findet sich

$$c = \frac{2\,c\,.\,sin.\,(\omega - \eta)}{g\,.\,cos.\,\eta}.$$

Ferner findet sich die mittlere Geschwindigkeit v

$$v = \frac{x}{\tau} = \frac{c\,.\,cos.\,\omega}{2\,.\,cos.\,\eta}.$$

Damit nicht unnütz die Kräfte verwandt werden, ist es nothwendig, dass der Punkt M der Scheitel der Parabel sei. Dies giebt die Bedingungsgleichung $tang.\,\omega = 2\,.\,tang.\,\eta$, und daraus

$$v = \frac{c}{2\,\sqrt{(1 + 3\,.\,sin.\,\eta^2)}}$$

Die Geschwindigkeit c ist bedingt durch die beschleunigende Kraft. Ist die ganze Kraft des Menschen wie oben $= P + K$, so muss man davon, um die beschleunigende Kraft zu erhalten, nicht das ganze Gewicht $P + q$, sondern bloss den Theil $(P + q) \,.\, sin.\ \omega$ abziehen; denn die Schwerkraft zerlegt sich in zwei Theile $(P + q) \,.\, sin.\ \omega$ und $(P + q) \,.\, cos.\ \omega$, nur der erstere vermindert den Effect der Kraft $P + K$, der zweite bewirkt nur, dass der Weg des Schwerpunktes sich krümmt. Die bewegende Kraft nach der Richtung AN ist daher ausgedrückt durch $(P + K) - (P + q) \,.\, sin.\ \omega$, und, da die zu bewegende Masse $= P + q$ ist, so haben wir

$$dh = \frac{(P + K) - (P + q)\ sin.\ \omega}{P + q}\, dx.$$

Dem Integral dieser Formel wird wieder folgende Gleichung substituirt

$$h = n \,.\, \frac{(P + K) - (P + q) \,.\, sin.\ \omega}{P + q}.$$

Aus $tang.\ \omega = 2 \,.\, tang.\ \eta$ folgt aber $sin.\ \omega = \frac{2 \,.\, sin.\ \eta}{\sqrt{(1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2)}}$, daher

$$h = n \,.\, \frac{(P + K)\sqrt{(1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2)} - 2\,(P + q) \,.\, sin.\ \eta}{(P + q) \,.\, \sqrt{(1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2)}}.$$

Nach der Theorie der Schwere ist $c = \sqrt{(4gh)}$, demnach

$$c = 2\sqrt{g}\,h \,.\, \sqrt{\frac{(P + K)\sqrt{(1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2)} - 2\,(P + q)\ sin.\ \eta}{(P + q) \,.\, (1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2)}},$$

$$v = \sqrt{\left[\frac{P + K}{P + q} \,.\, \frac{gn}{1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2} - \frac{2\,gn \,.\, sin.\ \eta^2}{(1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2)^{\frac{3}{2}}}\right]}.$$

Setzt man zur Abkürzung

$$\frac{gn}{1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2} = A \text{ und } \frac{2\,gn \,.\, sin.\ \eta^2}{(1 + 3 \,.\, sin.\ \eta^2)^{\frac{3}{2}}} = B,$$

so ist

$$v = \sqrt{\left(\frac{P + K}{P + q} \,.\, A - B\right)}.$$

Macht man $n = 2$ und $g = 15^5/_8$ Fuss rhein., so lassen sich in dieser Formel für jeden Werth von η die Constanten A und B bestimmen und daraus die mittlere Geschwindigkeit v berechnen.

Setzen wir der Einfachheit halber beispielsweise $K = q$. Dies ist der Fall, wo der Mensch nur so viel Kraft aufwendet, als er müsste, um sich gerade zu halten, wenn er das Gewicht q trägt. Diese Art zu gehen ist durchaus nicht gezwungen, und da man dieselbe Kraft anwendet zum Gehen wie um festzustehen, so ist ersteres vorzuziehen, da man dabei wenigstens vorwärtskommt. Dann wird aber

$$v = (A - B).$$

Es lässt sich nun leicht für die verschiedenen Werthe von η und $-\eta$, d. h. für auf- und absteigenden Weg, der Werth von v berechnen. v vermindert sich mit Zunahme des Winkels η und wird

$= 0$ für $\eta = 90^0$, was an und für sich auch schon einleuchtet. Wenn ferner der absteigende Weg zwischen 10 und 15^0 geneigt ist, so wird $P + K = P + q$ ein Maximum; wenn man $K = 0$ macht, so ist dann die aufzuwendende Kraft nur gleich dem Gewichte P des Körpers. Die Differentiation giebt für den Werth des Winkels, der jenem Maximum entspricht, $sin.\ \eta^2 = \frac{7 - \sqrt{45}}{6}$, woraus $-\eta = 12^0 44'$ und die entsprechende Geschwindigkeit $v = 6{,}184$ rh. Fuss, was mit der Erfahrung übereinstimmt. Manche Personen gehen zwar langsamer, andere schneller, übrigens ist der langsame Gang entweder Gewohnheit oder durch Schwäche bedingt, z. B. bei Greisen. Auch für diese Fälle passen aber die obigen Formeln, denn es folgt daraus nur, dass schwache Personen nicht die ganze Kraft $P + K = P + q$ anwenden, und jene Formeln zeigen, dass dies recht wohl möglich ist, besonders wenn der Weg nicht sehr steil aufwärts geht. Ist die Geschwindigkeit grösser, so kommt dies einfach daher, dass die angewandte Kraft $P + K$ grösser ist als $P + q$, was ebenfalls sehr wohl stattfinden kann.

Eine Aufgabe, die ferner der Untersuchung sich stellt, ist folgende. Es handle sich darum, eine gegebene verticale Höhe hinanzusteigen. Wege von verschiedener Steilheit führen dahin; es handelt sich darum den zu kennen, der in der möglichst kurzen Zeit dahin führt. H sei die Höhe, η die Steilheit des Weges, so ist die Länge desselben $= H\ .\ cosec.\ \eta = \frac{H}{sin.\ \eta}$; die Geschwindigkeit sei v, die Zeit, die man braucht um den Weg zu machen, $= t$, so ist $t = \frac{H}{v\ .\ sin.\ \eta} =$ Minimum oder $v\ .\ sin.\ \eta =$ Maximum. Setzt man für v seinen früheren Werth, so findet sich

$$sin.\ \eta^2 = \frac{(P + K)^2}{9\ (P + q)^2 - 3\ (P + K)^2}.$$

Hieraus ergiebt sich, dass die gesuchte Neigung des Weges sich ändert mit der Kraft, die man beim Gehen anwendet, und mit der zu bewegenden Masse. — Machen wir wie früher $K = q$, so ist $sin.\ \eta = \sqrt{\frac{1}{6}}$, woraus $\eta = 24^0 6'$, die entsprechende Geschwindigkeit ist $v = 2{,}65$ Fuss.

Die Kraft K kann nicht über einen gewissen Werth steigen, welchen wir mit Q bezeichnen, so dass $P + Q$ die grösste Kraft des Menschen ist. Dieses Maximum der Kraft, das nur sehr kurze Zeit angewandt werden kann, ist nach Uebung und natürlichen Anlagen sehr verschieden. Nehmen wir nun an, ein Mensch übe nur die Kraft P aus, so wird er die Kraft Q noch übrig haben, und diese wird sich im Verlaufe der Zeit allmälig erschöpfen. Ein Mensch kann, ohne

etwas zu tragen, erfahrungsgemäss höchstens 12 bis 14 Stunden im Tage gehen, wir bezeichnen diese Zeit mit T; wenn er statt bloss P eine Kraft $P + K$ anwendet, so würde er kürzere Zeit nur arbeiten können, denn seine rückständige Kraft ist dann nur $= Q - K$. Man wird sich wenig von der Wahrheit entfernen, wenn man annimmt, dass die Zeit der Arbeitsfähigkeit im Verhältnisse dieser Kraft abnimmt, so dass, wenn man diese Zeit mit t bezeichnet, man hat

$$t = \frac{Q - K}{Q}\, T.$$

Doch muss dabei bemerkt werden, dass diese Zeit um so öfter durch Ausruhen unterbrochen wird, je grösser K ist.

Es ist klar, dass man mit dem meisten Erfolge vorwärts schreitet, wenn das Product vt ein Maximum ist. Man findet für dieses Maximum folgende Werthe:

$$K = \frac{1}{3}(Q - 2P) + \frac{2B}{3A}(P + q).$$

$$v = \sqrt{\left[\frac{1}{3} A \frac{P + Q}{P + q} - \frac{1}{3} B\right]}.$$

$$t = \frac{2}{3} T \frac{(Q + P) A - (P + q) B}{QA}.$$

Setzt man in diesen Formeln z. B. $Q = P$ und $q = 0$, und berechnet man die sich entsprechenden Werthe von η oder $-\eta$, v u. s. w., so findet man einen, wo $t = T$ und $K = 0$ wird, hier ist $\eta = 16^0 6'$. Wenn also das Ansteigen des Weges $16^0 6'$ beträgt, so wendet man am zweckmässigsten nur die Kraft P an. Wenn das Ansteigen geringer ist, so ist $P + K < P$ und $t > T$, dies ist auch der Fall, wenn man abwärts steigt (für alle Werthe von $-\eta$). Wenn man vertical abwärts steigt, wird $P + K = 0$ und $t = 2T$; wenn man im Gegentheile vertical aufwärts steigt, so wird $K = \frac{1}{3} P$ und $t = \frac{2}{3} T$.

Für einen horizontalen Weg endlich ist $\eta = 0$, $t = \frac{4}{3} T$, $P + K = \frac{2}{3} P$, $v = 4{,}56$; man wendet also hier nur $\frac{2}{3}$ der Kraft P an, die ganz nöthig ist, wenn man sich aufrecht hält, ohne zu gehen. Damit stimmt überein, dass langes Stehen weit mehr ermüdet als Gehen. Ferner ist die Geschwindigkeit zwar geringer, als wenn man die ganze Kraft P anwendet, aber doch kann man weiter gehen, ohne zu ermüden. — Für die Neigung des Weges, für welche die günstigste Geschwindigkeit ein Maximum ist, d. h. grösser als bei jeder anderen Neigung, findet man $-\eta = 8^0\ 11'$ und $v = 4{,}73$.

Es kann sich ferner darum handeln, zu bestimmen, wann das Product vq ein Maximum wird, die grösste Last also mit der grössten Geschwindigkeit getragen wird. Dieses liegt zwischen den Fällen

$Q = 0$ und $Q = \infty$. Das letztere giebt die Bedingung, dass der Ansteigungswinkel η kleiner als 16° 6′ sei. Da das Maximum vq nur statthat für geringere Ansteigungen des Weges, im Falle man nicht $Q > q$ macht, so folgt daraus, dass man für minder steile und für absteigende Wege immer $q = Q$ machen kann. Nachdem man dies gethan, wird es sich nur noch darum handeln, dem Maximum vt Genüge zu leisten, man hat dann gleichzeitig das Maximum vt und das Maximum vq, d. h. das grösste Gewicht, die grösste Geschwindigkeit und die grösste Wegstrecke, bei gegebener Steilheit des Weges. Um das Maximum vt zu finden, dienen dann die Formeln

$$v = \sqrt{\frac{1}{3}(A - B)},\ t = \frac{2}{3}\ T\ .\ \frac{Q + P}{Q}\ .\ \frac{A - B}{A}.$$

Für Wege, welche steiler sind als 16° 6′, muss zugleich die Last q den Kräften P und Q angepasst werden.

Im zweiten Theile seiner Abhandlung behandelt Lambert die Fälle, wo ein Mensch Zug- oder Druckkräfte ausübt. Zuerst wird vorausgesetzt, dass der Weg und ebenso die Richtung des Zuges oder Stosses horizontal ist. Lambert nimmt an, dass hierbei der Mensch nur Muskelkraft aufwendet, um die Arme auszustrecken und um zu gehen, die eigentliche Bewegung der Last soll durch das Gewicht seines Körpers geschehen. Ist P das Gewicht des Körpers, f die stossende oder ziehende Kraft und φ der Winkel, den eine auf den Weg senkrechte Linie mit der Neigung des Körpers macht, so ist dann nahezu $f = \frac{3}{5}\ P\ .\ tang.\ \varphi$. Nennt man die grösste Kraft, die der Mensch mit dem Arme ausüben kann, F, so ist die rückständige Kraft $F - f$. — Die andere Seitenkraft der Schwere des Körpers findet in der Richtung der Körperaxe statt und ist $= P\ .\ sec.\ \varphi$, sie ist direct gegen den Stützpunkt des Fusses gerichtet. Man kann nun ganz die früheren Betrachtungen anwenden, wenn man den Weg als unter dem $\angle\ \varphi$ geneigt ansieht, für $P + q$ ist dann $P\ .\ sec.\ \varphi$ zu substituiren. Der $\angle\ \eta$ ist $= \varphi + \eta$, bei horizontalem Wege wird ihm $\angle\ \varphi$ substituirt. Man findet so

$$v = \sqrt{\left[\frac{P + R}{P\ .\ sec.\ \varphi}\ .\ A - B\right]},$$

in welcher Formel in den Ausdrücken für A und B nur φ statt η zu setzen ist.

Es handelt sich nun darum, zu bestimmen, bei welcher Neigung des Körpers man die grösste Kraft mit der grössten Geschwindigkeit verbindet und dabei, bevor man ermüdet, den möglichst grossen Weg zurücklegt, d. h. für welchen Werth von φ vf und vt Maxima werden. Man findet hierfür folgende Formel:

$$\frac{P+Q}{P} \,.\, cos.\ \varphi\ (2 - sin.\ \varphi^2 + 3\,.\,sin.\ \varphi^4)\ \sqrt{}\ (1 + 3\,.\,sin.\ \varphi^2)$$
$$= sin.\ \varphi\ (10 - 2\,.\,sin.\ \varphi^2 + 24\ sin.\ \varphi^4).$$

Hierin ist der Werth von φ noch durch die Kräfte P und Q bestimmt. Macht man z. B. $P = Q$, so ist $sin.\,\varphi = 0{,}4142$, $\varphi = 24^0\,28'$ und, wenn $f = {}^3/_5\ P\ .\ tang.\ \varphi$, $f = 0{,}273\ P$, $v = 3{,}143$. Ein Mensch, der 125 Pfd. schwer ist, wird also z. B. mit einer Kraft von 34 Pfd. ziehen und dabei $3^1/_7$ Fuss in 1 Secunde zurücklegen.

Das Produkt vf giebt das Gewicht, welches ein Arbeiter in 1 Sec. 1 Fuss hoch hebt, wenn er mit der Kraft f stösst oder zieht, indem er mit der Geschwindigkeit v vorwärtsschreitet. Nur bei Maschinen ist das Product vf immer dasselbe, niemals darf man dieses statische Princip, wie dies Viele gethan, auf die menschliche Kraft anwenden, hier variirt vf sehr beträchtlich mit dem $\angle\ \varphi$. Unsere Formeln zeigen, dass alle die unter Zulassung jenes Princips oft widersprechenden Werthe, zu denen man durch die Beobachtung gelangte, stattfinden können, da sich das Product vf nicht ein- für allemal bestimmen lässt, sondern es gleichzeitig auf die Art ankommt, wie die Kraft angewandt wird.

Der allgemeinste hier zu betrachtende Fall ist jedoch der, wenn sowohl der Weg als die Richtung des Zuges oder Stosses geneigt sind. — Setzt man den Winkel, welchen der Weg mit der Richtung der Schwere macht, $= \psi$, so ist $f = {}^3/_5\ P\ .\ \frac{sin.\ \varphi}{sin.\ (\varphi + \psi)}$. Da nun ferner der Winkel, welchen die Richtung des Weges mit der Körperaxe macht, $= \varphi + \eta$ ist, so wird

$$v = \sqrt{}\left[\frac{(P+K)\ .\ sin.\ (\varphi+\psi)}{P\ .\ sin.\ \psi}\ .\ A - B\right],$$

in welcher Formel in die früheren Ausdrücke für A und B $\varphi + \eta$ statt η gesetzt wurde.

Das Maximum vf liefert zwei Gleichungen, die eine wenn man den $\angle\ \varphi$, die andere wenn man den $\angle\ \psi$ veränderlich nimmt; ferner giebt noch das Maximum vt, wobei man K als veränderlich betrachtet, eine dritte Gleichung. Setzt man z. B. $\varphi = 30^0$, so findet man $\psi = 100^0\,10'$ und $v = 2{,}96$. Für den Fall, dass die Richtung der Arme dem Wege parallel ist, hat man $\psi = 90^0 + \eta$.

Der dritte und letzte Theil der Abhandlung handelt vom Werfen und Schlagen. — p sei das Gewicht und die Masse des Armes, Q das Gewicht und die Masse des zu werfenden Körpers, und P die beschleunigende Kraft, φ sei der Winkel, den der Arm mit der senkrecht gedachten Körperaxe macht. Ist die Länge des Arms $= r$, so ist $r\ .\ d\varphi$ das Flächenelement, welches der Angriffspunkt der Last (die Hand) in der unendlich kleinen Zeit $d\tau$ durchläuft. Es wird angenommen, dass seine Bewegung kreisförmig ist, und dass der Win-

kel, den die Richtung der Last mit der Richtung des Armes macht, ein rechter sei. — Das Gewicht des Armes, auf den Angriffspunkt reducirt, ist nahezu $= \frac{1}{2}\ p$, demnach die ganze Last $= \frac{1}{2}\ p + Q$, die Componente nach der Richtung der Last ist demnach $\left(\frac{1}{2}\ p + Q\right)$ *sin.* φ, somit die beschleunigende Kraft $= P - \left(\frac{1}{2}\ p + Q\right)$ *sin.* φ. Ferner ist, wenn man den Arm als Cylinder betrachtet, die Masse des Armes, reducirt auf den Angriffspunkt, $= \frac{1}{3}\ p$, die totale Masse ist also $= \frac{1}{3}\ p + Q$. Es sei v die Geschwindigkeit des Angriffspunktes und h die von dieser Geschwindigkeit herrührende Höhe, man hat dann

$$dh = \frac{P - \left(\frac{1}{2}\ p + Q\right) \textit{sin. } \varphi}{\frac{1}{3}\ p + Q} \,.\, r\, d\varphi.$$

$$h = \frac{Pr\varphi + r\left(\frac{1}{2}\ p + Q\right) \textit{cos. } \varphi}{\frac{1}{3}\ p + Q} + \textit{Const.}$$

Im Anfange der Bewegung ist $h = 0$, wenn φ gleich einem bestimmten Werth ω ist, dies giebt

$$h = \frac{Pr\ (\varphi - \omega) + r\left(\frac{1}{2}\ p + Q\right)\ (\textit{cos. } \varphi - \textit{cos. } \omega)}{\frac{1}{3}\ p + Q}.$$

Nimmt man den Anfangswinkel ω gleich dem Endwinkel φ, aber negativ, so wird

$$h = \frac{Pr\ (\varphi + \omega)}{\frac{1}{3}\ p + Q}.$$

Es sei z. B. $p = 6$ Pfd., $Q = 2$ Pfd., $P = 32$ Pfd., $\omega = -20^0$ und $\varphi = +20^0$, und $r = 2$ Fuss, so findet man $h = 11\frac{1}{6}$ Fuss, die Endgeschwindigkeit $v = 26\frac{2}{5}$ Fuss.

Die gefundene Formel zeigt, dass h und in Folge dessen v ins Unendliche wachsen könnte, wenn der Winkel ω immer mehr wachsen würde. Aber abgesehen davon, dass dann die Kraft P sich erschöpfte, gesellt sich noch die Reibung hinzu, die im Verhältnisse von h und des Quadrates der Geschwindigkeit wächst. Dieses letzteren Umstandes lässt sich jedoch Rechnung tragen; es ergiebt sich dann folgende Formel:

$$h = \frac{P}{m}\left[1 - e^{m\ (\omega - \varphi):A}\right] + \left(\frac{1}{2}\,p + Q\right) \cdot \frac{9\,m r^2 \,.\, sin.\,\omega}{9\,m^2 r^2 + (p + 3\,Q)^2} - \frac{3\,r(p + 3\,Q)\,cos.\,\omega}{9\,m^2 r^2 + (p + 3\,Q)^2} - \left(\frac{1}{2}\,p + Q\right) \cdot \frac{9\,m r^2 \,.\, sin.\,\varphi - 3\,r\,(p + 3\,Q)\,cos.\,\varphi}{9\,m^2 r^2 + (p + 3\,Q)^2}.$$

Hierin ist $A = \frac{p + 3\,Q}{3\,r}$, und m bezeichnet das Verhältniss zwischen der Höhe h und dem Theile derselben, um den sie durch die Reibung vermindert wird*).

Eine treffliche, auf Beobachtungen gegründete Abhandlung über die Arbeitsleistung des Menschen unter verschiedenen Verhältnissen hat Coulomb**) geliefert. Ihre Resultate sind von den meisten späteren Schriftstellern über Gegenstände der Mechanik, bei denen die Muskelkräfte in Betracht kommen, zu Grunde gelegt worden. Wir geben hier nur eine Uebersicht der Abschnitte, welche über die beim Ersteigen einer Höhe und beim horizontalen Gehen mit oder ohne Last geleistete Arbeit handeln, da die übrigen Abschnitte (über die tägliche Leistung beim Fahren von Schiebkarren, beim Einrammen von Pfählen, beim Drehen von Kurbeln, beim Arbeiten mit dem Grabscheit) ein lediglich praktisches Interesse haben.

---

*) Die Abhandlung von Lambert enthält, wie ich hier gelegentlich erwähnen will, noch mehrere Bemerkungen, die sich speciell auf das Gehen und Laufen beziehen, und die schon einige Grundideen der Weber'schen Theorie dieser Bewegungen enthalten. So wird schon ganz richtig der Isochronismus der Schritte von der Pendelung der Beine hergeleitet. Als bewegende Kräfte zieht jedoch Lambert ausser der Schwerkraft und der Streckkraft beim Eillaufe noch die Centrifugalkraft zu Hülfe. Er sagt: der Fuss, auf dem man vorwärts schreitet, ist der Unterstützungspunkt, um den der Schwerpunkt sich bewegt, die beide Punkte verbindende Gerade kann als ein Radius vector betrachtet werden, sie sei $= r$, die Geschwindigkeit des Schwerpunktes $= c$, die Centrifugalkraft $= f$, so hat man $f = \frac{c^2}{2r}$. Diese Kraft kann der Schwerkraft gleich werden, ist aber $f = g$, so ist $c = \sqrt{(2rg)}$. Dies giebt, wenn man setzt $r = 2$ und $g = 15\frac{5}{8}$ Fuss, $c = 8{,}85$ Fuss. Wenn also ein Mensch mit einer Geschwindigkeit von nahe 9 Fuss in der Secunde laufe, so übe er auf seine Füsse gar keinen Druck mehr aus; in der That verspüre man bei sehr grosser Geschwindigkeit keinen Druck vom Boden mehr, sondern man habe im Gegentheil das Gefühl, als wenn man die Erde zurückstosse. Die Geschwindigkeit brauche sogar nicht so gross zu sein, wenn man mit gebeugten Knieen laufe, weil dadurch der Radius vector kleiner werde. Lambert leitet also hier die Thatsache, dass beim Eillaufe die Schenkelköpfe um so tiefer getragen werden, je schneller er ist, die W. Weber bekanntlich zuerst aus der hierdurch bedingten Vergrösserung der horizontalen Componente der Streckkräfte erklärte, wenigstens theilweise von dem Einfluss der Centrifugalkraft her. Uebrigens scheint Weber die Lambert'schen Untersuchungen nicht gekannt zu haben, wenigstens sind sie im historischen Theile der „Mechanik der Gehwerkzeuge" nicht erwähnt.

**) Mémoires de l'Acad. des sciences. Tome II. p. 380. — Uebersetzt in Gilbert's Annalen, 1812, Bd. 10, S. 26.

Coulomb unterscheidet erstens die Wirkung (quantité d'action), welche die Anwendung der menschlichen Kraft hervorbringen kann und welche gemessen wird durch das Product des geförderten Gewichtes in die Geschwindigkeit und Zeitdauer der Anstrengung (d. h. in den zurückgelegten Weg), und zweitens die Ermüdung, die in Folge dieser Kraftanwendung eintritt. Um nun den grössten Vortheil aus dem Gebrauche der Kräfte eines Menschen zu ziehen, handelt es sich darum, nachdem Wirkung und Ermüdung durch Formeln ausgedrückt sind, die Werthe aufzusuchen, welche das Maximum des Quotienten der Wirkung dividirt durch die Ermüdung geben. Ueber die Grösse der Wirkung bei verschiedener Arbeit kann nur die Erfahrung entscheiden, und ebenso wird die Ermüdung eine Function des Druckes, der Geschwindigkeit und der Zeit sein müssen, die empirisch gefunden werden kann.

Die Grösse der Kraftanwendung beim Ersteigen eines Walls oder einer Treppe ist, wenn der Mensch leer geht und man sein eigenes Gewicht zu 70 Kilogr. anschlägt, ungefähr = 205 Kilogr. 1 Kilometer hoch gehoben, wie sich aus einem Berichte über die Ersteigung des Pic von Teneriffa berechnen lässt. — Die Grösse der Anstrengung beim Tragen von Lasten ergiebt sich aus folgender Beobachtung. 6 Voies*) Holz kann man als die grösste Last ansehen, die ein Mensch in einem Tage auf eine Höhe von 12 Meter tragen kann. 1 Voie wiegt im Mittel 734 Kilogr., und hierzu braucht er durchschnittlich 11, im Ganzen also 66 Gänge, die Last bei einem Gange ist einschliesslich des Körpergewichtes 138 Kilogr., somit die ganze Tagesarbeit = 138 . 66 . 12 = 109 Kilogr. 1 Kilometer hoch gehoben. — Die Grösse der Wirkung eines Menschen, der ohne Last steigt, verhält sich also zu der, deren er fähig ist, wenn er 68 Kilogr. trägt, wie 188 : 100. (Hierbei ist noch die geringe Ermüdung, die das leere Herabsteigen veranlasst, vernachlässigt.) Dieses Resultat steht sichtlich im Widerspruche mit den Annahmen Früherer, z. B. Bernoulli's, wonach dem gleichen Grade von Ermüdung immer die gleiche Wirkungsgrösse entsprechen soll; es zeigt sich vielmehr, dass in dem Maasse, als die Last sich vermehrt, die Totalgrösse der Tagesarbeit sich vermindert und unter einer Last von 150 Kilogr. wohl Null sein wird, sie ist hingegen am grössten, wenn der Mensch gar keine Last trägt. In diesem Falle ist aber die nützliche Wirkung gleichfalls Null. Das Maximum der nützlichen Wirkung muss also zu Stande kommen bei einer Last, die zwischen beiden Grenzen liegt.

Nimmt man, um dieses Maximum zu bestimmen, an, die Abnahme der Thätigkeitsgrösse sei proportional der Zunahme der Lasten, so

*) 1 Voie etwa = ½ Klafter.

wird, da im obigen Falle eine Zunahme der Last um 68 Kilogr. die Grösse der Tagesthätigkeit um 96 Kilogr. 1 Kilometer hoch gehoben vermindert, das Verhältniss $\frac{96}{68} P = 1{,}41\ P$ immer die durch ein Gewicht P eintretende Abnahme der Tagesthätigkeit angeben. Da die Tagesthätigkeit des unbelasteten Menschen $= 205$ Kilogrammokilometer ist, so ist daher diejenige des mit einem Gewichte P belasteten Menschen $= 205 - 1{,}41\ P$ Kilogrammokilometer. Nimmt man wieder das Körpergewicht zu 70 Kilogr., und nennt man h die Höhe, zu der die Last gefördert wird, so hat man somit die Gleichung $(70 + P)h = 205 - 1{,}41\ P$, oder

$$Ph = \frac{(205 - 1{,}41\ P)}{70 + P} \cdot P.$$

Dieser Gleichung lässt sich die allgemeinere Form geben

$$Ph = \frac{(a - b\,P)}{Q + P} \cdot P.$$

Hier wird die Wirkung Ph ein Maximum, wenn

$$P = Q\left[\left(1 + \frac{a}{b\,Q}\right)^{\frac{1}{2}} - 1\right]$$

ist. In vorliegendem speciellen Falle findet man $P = 53$ Kilogr. und $Ph = 56$ Kilogr. 1 Kilometer hoch gehoben.

Auf horizontalem Wege kann ein Mensch, wenn er keine Last trägt, täglich 50 Kilometer zurücklegen. Nimmt man wieder sein eigenes Gewicht zu 70 Kilogr. an, so ist die beim Gehen ohne Last geleistete Tagesarbeit $= 3500$ Kilogr. 1 Kilometer weit getragen. — Beim Auszuge aus einer Wohnung in eine andere, 2 Kilometer davon entfernte, machte ein Lastträger sechs Gänge im Tage und trug jedesmal 58 Kilogr. Das ganze jedesmal geförderte Gewicht ist also $= 70 + 58 = 128$ Kilogr. und die beim Tragen dieser Last geleistete Arbeit $= 128 \cdot 12 = 1536$ Kilogrammokilometer. Hierzu muss noch diejenige Thätigkeit gefügt werden, die der Mensch beim Zurücklegen desselben Weges ohne Last anwendet, sie ist ungefähr ein Viertel der Gesammtarbeit, diese gesammte Tagesarbeit ist somit $= 2048$ Kilogr. 1 Kilometer weit getragen. Die Tagesarbeiten eines unbelasteten und eines mit 58 Kilogr. belasteten Menschen verhalten sich also wie 3500 : 2048 oder annähernd wie 7 : 4; und die Tagesarbeit beim horizontalen Gehen ergiebt sich soviel grösser als diejenige beim Ersteigen einer Höhe, dass die erstere zur letzteren sich ungefähr verhält wie 17 : 1.

Um auch in diesem Falle das Maximum des Effectes zu berechnen, wird wieder vorausgesetzt, dass die Abnahme der Thätigkeitsgrösse proportional sei der Zunahme der Lasten. Nennt man dann x die durch eine Last P veranlasste Verringerung der Thätigkeitsgrösse,

so ist in unserem Fall $x = \frac{1500}{58} P = 25{,}86\ P$, die tägliche Arbeit ist also $= 3500 - 25{,}86\ P$ Kilogrammokilometer. Setzt man diese Arbeit $= 0$, so giebt die so angesetzte Gleichung für P dasjenige Grenzgewicht, welches ein Mensch nur eine unendlich kurze Zeit zu tragen vermag; man findet $P = 135{,}4$ Kilogr., was in der That mit der Erfahrung übereinstimmt. Nehmen wir an, der Mensch vermöge das Gewicht P um eine Strecke l im Tage zu fördern, so ist die Tagesarbeit $= (P + 70)\ l$, und man hat die Gleichung

$$(P + 70)\ l = 3500 - 25{,}86\ P,$$

hieraus ergiebt sich die nützliche Wirkung

$$Pl = \frac{(3500 - 25{,}86\ P)}{(P + 70)}\ P,$$

oder allgemeiner

$$Pl = \frac{(a - b\,P)}{(P + Q)}\ P.$$

Pl wird ein Maximum für

$$P = Q\left[\left(1 + \frac{a}{b\,Q}\right)^{\frac{1}{2}} - 1\right].$$

Durch Substitution der Zahlenwerthe in diese Gleichung erhält man $P = 0{,}72\ Q = 50{,}4$ Kilogr.

Eine besondere Betrachtung rücksichtlich der Bestimmung des grössten Effectes erheischt noch der Fall, wo der Mensch nicht den ganzen Weg belastet zurücklegt, sondern mehrere Gänge macht und nach jedem Gange leer zurückkehrt. Es sei Ql die Tagesarbeit eines Menschen, der ganz ohne Last geht, so wird ein Anderer, der nur eine Strecke x zurücklegt, während er unbelastet geht, einen Theil $\frac{Qx}{Ql} = \frac{x}{l}$ dieser Tagesarbeit verrichtet haben, wenn man die ganze Tagesarbeit gleich der Einheit setzt. Denselben Weg x soll er aber auch belastet mit einem Gewichte P zurückgelegt haben, die während dessen geleistete Arbeit ist $= (P + Q)\,x$; die gesammte Tagesarbeit, die ein Mensch verrichten würde, wenn er immer ein Gewicht P trüge, haben wir aber gefunden zu $3500 - 25{,}86\ P$ Kilogrammokilometer. Der während der Belastung geleistete Theil der Tagesarbeit ist somit, wenn man diese gleich der Einheit setzt, $= \frac{(P + Q)\,x}{3500 - 25{,}86\ P}$; die während des Leergehens und während des Tragens der Last P geleisteten Arbeiten bilden aber zusammen die ganze Tagesarbeit; d. h. die Summe beider Brüche ist der Einheit gleich:

$$\frac{x}{l} + \frac{(P + Q)\,x}{3500 - 25{,}86\,P} = 1.$$

Hierin ist aber $3500 = Ql$, d. h. gleich der Arbeit des unbelasteten

Menschen, setzt man ferner $25{,}86 = h$, so ergiebt sich für die Bestimmung der nützlichen Wirkung folgende Gleichung:

$$Px = \frac{P(Ql^2 - hlP)}{2Ql + P(l-h)},$$

dieser Gleichung lässt sich folgende abgekürzte Form geben:

$$Px = \frac{aP - bP^2}{c + fP}.$$

Px wird ein Maximum für $P = f\left[\left(1 + \frac{fa}{bc}\right)^{\frac{1}{2}} - 1\right]$. Substituirt man die Werthe der Coëfficienten a, b, c und f, so findet man $P = 61{,}25$ Kilogr., es wird dann die nützliche Wirkung $Px = 692{,}4$ Kilogr. 1 Kilometer weit getragen.

Langsdorf*) hat Coulomb den Vorwurf gemacht, dass seine obigen Bestimmungen auf eine zu beschränkte Zahl von Beobachtungen gegründet seien und daher meistens viel zu grosse Werthe ergeben. Langsdorf selbst hat folgende Formel benutzt, die den Euler'schen Formeln ähnlich ist und von Bouguer herrühren soll, sie scheint sich den Erfahrungen ziemlich anzupassen:

$$p = P\left(1 - \frac{c}{C}\right).$$

Es bezeichnet hierin p die Kraft, deren ein lebendes Geschöpf bei der Geschwindigkeit c fähig ist, P die Kraft, die das Geschöpf anzuwenden vermag, ohne zugleich eine merkliche Bewegung zu bewirken, und C das Maximum der Geschwindigkeit, welches nur möglich ist, wenn der Widerstand sehr unbedeutend ist oder als Null angesehen werden kann. Langsdorf setzt $P = 120$ Pfd. köln.**) und $C = 5$ Fuss rhein. Als tägliche Arbeitszeit wird immer 9 Stunden angenommen, dies gilt auch in Hinsicht der noch eben zu bewältigenden Last P, die ohne Zweifel aus diesem Grunde fast nur ein Drittel des von Coulomb für die absolute Kraft aufgestellten mittleren Maasses beträgt. Für Wege, die unter irgend einem Winkel α aufwärts steigen, verwandelt Langsdorf obige Formel in folgende allgemeinere:

$$p = P\left(1 - \frac{c}{C} - 2 \,.\, sin.\, \alpha\right).$$

Geht der Fussgänger leer, so wird $p = 0$, also $c = C\,(1 - 2.\, sin.\, \alpha)$. Hieraus lässt sich c oder α bestimmen, je nachdem das eine oder andere bekannt ist. — Der Effect E der Muskelkraft ist $= p\,.\,c$, es lässt sich leicht berechnen, für welche Werthe von p und c bei wechselnden Werthen von α der Effect ein Maximum wird. So ist z. B.

*) Ausführliches System der Maschinenkunde. Bd. I. Abth. 1. Heidelberg und Leipzig 1826. S. 75 u. f.

**) 2,136 koln. Pfd. = 1 Kilogr.

für $\alpha = 0$ die vortheilhafteste Geschwindigkeit $= 2{,}5$ Fuss und zugleich die vortheilhafteste Last $= 60$ Pfd. — Diese Resultate gelten, wie bemerkt, im Allgemeinen für eine neunstündige Arbeit. Wo die Arbeit kürzer oder länger ist, setzt Langsdorf statt $P = 120$ Pfd. in den obigen Formeln $(1 - 0{,}005\ \tau^2)$ 80 Pfd., wenn τ die Stundenzahl der täglichen Anstrengung bedeutet.

Die neueren Schriften über angewandte Mechanik beschränken sich, wo sie überhaupt die Muskelkräfte der Thiere und Menschen in Betracht ziehen, meistens auf die Angabe einiger Erfahrungsresultate, die von durchaus keinem theoretischen Interesse sind, und auf die wir daher hier nicht weiter eingehen.

Nach einer langen Pause beginnt eine zweite Periode unserer Geschichte mit den Untersuchungen der Physiologen über die Leistungen der Muskeln; diese Untersuchungen, die wir zum grössten Theile einer erst kurz verflossenen Zeit verdanken, unterscheiden sich sehr von den Arbeiten der früheren Praktiker durch ihre rein theoretische Tendenz, sie gehen also wieder zurück auf den Borelli'schen Standpunkt. Für den Physiologen waren weniger die Leistungen grösserer Muskelcomplexe bei verschiedenen Arbeiten von Interesse, er bestrebte sich, diese Leistungen noch weiter zu zergliedern und wo möglich aus der Wirkungsweise jedes einzelnen Muskels abzuleiten. Um dies zu verwirklichen, musste er ausgehen vom Muskel an und für sich, zunächst ohne Rücksicht auf die besonderen Verhältnisse, unter denen er sich im Thierkörper befinden, und durch die seine Wirkungsweise mannigfach modificirt werden mag.

So suchte Valentin*) mittelst eines Federdynamometers die absolute Kraft verschiedener Froschmuskeln zu bestimmen. Auch die früher mitgetheilten Versuche von Schwann**) sind zunächst in der Absicht angestellt, die Veränderungen der Muskelkraft bei wechselnden Graden der Contraction zu ermitteln. In diesen Versuchen nahm, wie damals erwähnt wurde, bei noch unermüdeten Muskeln, „während die Kraft des Muskels sich um ein Gleiches vermehrte, die Länge desselben näherungsweise um ein Gleiches zu.“ Schwann schliesst hieraus, dass die Kraft des Muskels in dem Verhältnisse zunehme, als der Grad der Contraction abnehme, und es scheint ihm diese Thatsache im Widerspruche zu stehen mit jeder Erklärung der Muskelkraft durch eine der uns bekannten anziehenden Kräfte, „welche so wirken, dass die anziehende Kraft wächst, je mehr sich die anziehenden Theilchen nähern, und zwar umgekehrt nach dem Quadrate der Entfernung.“ — Es braucht jetzt kaum mehr bemerkt zu werden, dass bei diesem Schlusse eben nur auf das Vorhandensein anziehender,

*) Lehrbuch der Physiologie. Braunschweig 1844. Bd. II, S. 176.

**) S. §. 2.

nicht aber abstossender Kräfte, die gleichfalls mit der Annäherung der sich abstossenden Theilchen irgendwie wachsen, Rücksicht genommen ist.

Das Verdienst, zuerst auf einfache mechanische Grundsätze bei Beurtheilung der Muskelleistungen zurückgegangen zu sein und damit auch in diesem Gebiete eine erste Bahn gebrochen zu haben, gebührt Ed. Weber*). Er stellte zunächst wieder fest, in welcher Weise die Arbeit des Muskels abhänge von den Dimensionen desselben, indem er die Kraft proportional dem Muskelquerschnitte, den Umfang der Verkürzung proportional der Muskellänge und den bei der Zusammenziehung geleisteten Effect proportional dem Producte beider, d. h. dem Volumen oder Gewichte des Muskels, setzte.

Um die Grösse der Muskelverkürzung zu messen, belastete Weber nur mit sehr kleinen Gewichten, die gerade hinreichten, um die zur Messung nöthige Spannnung herbeizuführen. Das Mittel aus 12 Versuchen ergab, dass der Muskel um 72 Procente seiner Länge (in einem Falle sogar um 85 Proc.) sich verkürzen kann, wenn er keinen erheblichen Widerstand erfährt. Dieses Resultat war durchaus neu, da man früher den Umfang der Verkürzung meist nur zu schätzen nicht zu messen versucht und dabei viel zu niedrige Werthe erhalten hatte**).

Um die Kraft eines Muskels zu bestimmen, verfuhr Weber in folgender Weise. Er belastete denselben, nachdem er wie gewöhnlich vorbereitet und aufgehangen war, „mit dem Gewichte, das er, nachdem er durch dasselbe ausgedehnt worden war, bei seiner Verkürzung ungefähr bis zu dem Punkte wieder hob, wo er die Länge wie im unthätigen und zugleich ungespannten Zustande hatte. Wurde das Gewicht höher gehoben, so wurde es beim nächsten Versuche so viel vergrössert, dass er es nun ungefähr um gleich viel weniger hoch hob; wurde es anfänglich nicht bis zu jenem Punkte gehoben, so wurde die Belastung beim folgenden Versuche statt vergrössert, vielmehr entsprechend verkleinert, so dass sie das zweite Mal höher gehoben wurde. Man hat dann das zu findende Gewicht zwischen zwei Grenzen eingeschlossen, aus denen man es nach dem Gesetze der Proportionalität berechnen kann“***). So wurde z. B. die Kraft eines

*) Muskelbewegung, S. 82 bis 100.

**) Mehrmals ist auch der Versuch gemacht worden, auf dem Wege der Rechnung den Umfang der Muskelverkürzung zu finden, so von Joh. Bernoulli (De motu musculorum, Beigabe zur neuesten Ausg. von Borelli), und auf mehr empirischem Boden von Dan. Bernoulli (Comment. Acad. Petrop. T. I. p. 304). Der Erstere berechnet dieselbe aus der Verkürzung zweier Parallellinien, wenn sie sich zum Kreise an einander schliessen, der Letztere aus dem Umfange der Drehungen des Auges nach aussen und nach innen.

***) A. a. O. S. 87.

Muskels von 25 Millim. Länge und 0,265 Gr. Gewicht = 36,2 Gr. gefunden. Hieraus erhält man das Maass der Muskelkraft für ein Quadratcentimeter Querschnitt, wenn man mit dem Querschnitte dividirt, welcher letztere auf bekannte Weise sich berechnen lässt. Man findet das gesuchte Maass $= \frac{36,2}{0,052} = 692,2$.

Auch am lebenden Menschen führte Weber eine Bestimmung der Muskelkraft aus*). Er nahm hierzu die Wadenmuskeln, die sich ganz besonders für diesen Zweck eignen. Der Hebelarm nämlich, an dem die Kraft dieser Muskeln wirkt, reicht vom Drehpunkte des Zehengelenkes bis zum Ansatzpunkte der Achillessehne an der Ferse, der Hebelarm dagegen, an welchem die Last des Körpers wirkt, vom Drehpunkte des Zehengelenkes nur bis zur Axe des Fussgelenkes im Sprungbeine. Alle drei Punkte, der Axenpunkt des Zehengelenkes, der Axenpunkt des Fussgelenkes und der Befestigungspunkt der Achillessehne an der Ferse, sind leicht am lebenden Körper zu finden. Denkt man sich nun die Last des Körpers so vergrössert, dass die Streckmuskeln die Ferse eben noch vom Boden zu lösen vermögen, so hält das Moment der Last dem Momente der Muskelkraft das Gleichgewicht. Eine Vergrösserung der den Wadenmuskeln das Gleichgewicht haltenden Last erzielte Weber, indem er einen Wagebalken nahm, an dessen Drehpunkte ein Prisma befestigt war, das nach aufwärts in eine Pfanne eingriff. Eine kleine Strecke davon war der Wagebalken unten mittelst einer Unterlage unterstützt, und oben befand sich an demselben eine Oese, in die ein Haken passte. Der zu untersuchende Mensch wurde so auf die Unterlage gestellt, dass der Haken, von welchem aus ein Gurt ihm um die Hüften ging, gerade zwischen beide Ballen fiel. Am anderen Ende des Wagebalkens befand sich ein Laufgewicht. Dieses Gewicht sei $= Q$ und l die Hebellänge, an dem dasselbe wirkt, q sei das Gewicht des Körpers und s die Hebellänge für dieses (die Entfernung der Unterlage vom Drehpunkte), so ist das gesammte auf die Hebellänge s reducirte Gewicht $= Q \cdot \frac{l}{s} + q$. Die Entfernung des Drehpunktes des Zehengelenkes von der Axe des Fussgelenkes sei $= r$, die Entfernung desselben Punktes von dem Ansatzpunkte der Achillessehne $= r'$, so wirken die Wadenmuskeln, sobald sie ihre Bewegung beginnen, am Hebelarme r', die Last $Q \cdot \frac{l}{s} + q$ dagegen wirkt am Hebelarm r, die auf den letzteren reducirte Last, die von den Wadenmuskeln beider Seiten äquilibrirt wird, ist somit

$$P = \left(Q \cdot \frac{l}{s} + q\right)\frac{r}{r'}.$$

*) A. a. O. S. 88 u. f.

Im Mittel aus drei Versuchen ergab sich $P = 256{,}8$ Kilogr., also für den Wadenmuskel einer Seite $P = 128{,}4$ Kilogr. — Um hieraus das absolute Maass der menschlichen Muskelkraft zu finden, bestimmte Weber die Länge und das Gewicht einiger Muskeln von Leichnamen. Hieraus und aus dem specifischen Gewichte der Muskelsubstanz lässt sich der Querschnitt berechnen. Das Gewicht, welches ein Muskel von 1 Quadratcentimeter Querschnitt gerade noch zu erheben vermag, findet sich darnach = 1,087 bis 0,701 Kilogr.

So sinnreich diese Bestimmungsmethode der Muskelkraft am lebenden Menschen auch ist, so muss doch bemerkt werden, dass die Ableitung eines absoluten Maasses der Muskelkraft aus den vorliegenden speciellen Versuchen nicht vollkommen genau sein kann, da dieselben an einem Muskel angestellt sind, der durch einen so complicirten Bau sich auszeichnet, dass nicht einmal eine mittlere Faserrichtung, also eine mittlere Richtung des Muskelzuges sich angeben lässt. Keinesfalls geschieht aber dieser Zug, wie Weber stillschweigend annimmt, in einer zu seinem Hebel senkrechten Richtung.

Nachdem so die Grösse der Verkürzung und die Kraft der Muskeln der Untersuchung unterworfen sind, wird zur Betrachtung des Nutzeffectes derselben übergegangen. Die Grösse des Nutzeffectes findet man nach Weber, wenn man das der Kraft gleiche Gewicht mit der der Verkürzung gleichen Hubhöhe multiplicirt. Weber unterscheidet den wirklichen und den möglichen Nutzeffect. Den ersteren würde man erhalten, wenn man in jedem Augenblicke der Contraction das Gewicht der veränderlichen Muskelkraft anpassen würde; die Grösse des wirklichen Nutzeffectes müsste daher mit der Grösse der Contraction immer wachsen; dies ist für den messbaren Nutzeffect, bei dessen Bestimmung das Gewicht dasselbe bleibt, nicht der Fall, sondern hier „muss der wirkliche messbare Nutzeffect für irgend eine bestimmte mittlere Contraction am grössten, für jede andere sowohl kleinere als auch grössere Contraction geringer sein und Null werden, sowohl für die kleinste als auch für die grösste Contraction.“ Diese Wandelbarkeit des Nutzeffectes ergiebt sich aus den Versuchen. So z. B. verkürzte sich ein Muskel bei einer Belastung von 5 Gr., 15 Gr., 25 Gr., 35 Gr. um 27,6 Mm., 25,1 Mm., 11,45 Mm., 6,3 Mm. Dies giebt die entsprechenden Effecte 138, 376, 286, 220. — „Hieraus ergiebt sich, dass ein Muskel das Maximum seiner Leistung nur bei einer bestimmten Grösse der Belastung ausübt; muthet man ihm eine grössere Last zu, so leistet er weniger, und dasselbe findet auch bei einer geringeren Last statt.“ *) — Da der Nutzeffect der Länge × dem Querschnitte des Muskels proportional ist, so bestimmt Weber als Maass desselben denjenigen Effect,

*) A. a. O. S. 92.

den ein Cubikcentimeter Muskelsubstanz ausüben würde. Dieses Maass wird ein Maximum für eine Belastung von 450 Grammen (ungefähr = 180), nach auf- und abwärts nimmt es ab; so wird für 79 Gr. der Effect = 59, für 1671 Gr. = 43. Diese Art der Veränderlichkeit des Nutzeffectes erklärt sich daraus, dass im Allgemeinen die Abnahme der Verkürzung mit der Zunahme der Last nicht gleichen Schritt hält. „Bis zu einer gewissen Grenze verändert sich die Verkürzung in geringerem Verhältnisse als die Belastung vermehrt wird, so dass das Product aus der Belastung in die Verkürzung oder der Nutzeffect bei Vergrösserung der Last immer grösser wird; jenseits dieser Grenze vermindert sich die Verkürzung in grösserem Maasse, als die Belastung vermehrt wird, so dass das Product aus beiden oder der Nutzeffect bei weiterer Vergrösserung der Last wieder abnimmt *)."

In zwei späteren Abhandlungen **) hat Weber die oben mitgetheilten Resultate speciell für den Menschen verwerthet, indem er durch sorgfältige Messungen und Wägungen der Muskeln menschlicher Leichname den Umfang der Verkürzung und die Grösse des Nutzeffectes sämmtlicher Skelettmuskeln zu bestimmen suchte.

Die Grösse der Verkürzung ist nach dem Früheren abhängig von der Länge der Muskeln. Die Verschiedenheit dieser am Körper hängt aber, wie die Messung zeigt, nicht von der Entfernung ihrer Befestigungspunkte, sondern allein davon ab, um wie viel sie sich zu verkürzen vermögen; die Grösse der möglichen Verkürzung ist wieder abhängig von der Länge des Hebelarmes, an dem die Muskeln drehen, von der Grösse des Bogens, um den sie das Gelenk drehen, und von der Zahl der Gelenke, die sie zugleich drehen. Daher haben die Muskeln der Extremitäten längere Fleischbündel als die des Kopfes und Rumpfes; an den einzelnen Extremitäten nimmt die Faserlänge von den Enden nach dem Rumpfe meistens zu; die längsten Muskeln des Körpers sind solche, welche vom Rumpfe nach den Extremitäten gehen; am Rumpfe selbst nimmt die Faserlänge im Allgemeinen von der Tiefe nach der Oberfläche zu. — Misst man die grösste Verkürzung, welche die Muskeln am Körper erfahren können, indem man ihre Insertionspunkte am Leichname möglichst nähert, so ergiebt sich, dass die Muskelfasern des menschlichen Körpers, ungeachtet ihre Länge an den Skelettmuskeln sehr differirt (von 5 bis 453 Mm.), dennoch allenthalben einem und demselben Verhältnisse proportional lang gemacht sind, dem Verhältnisse der Verkür-

*) Muskelbewegung. S. 96.

**) Ueber die Gewichtsverhältnisse der Muskeln, Berichte der königl. sächs. Ges. d. Wissensch. zu Leipzig, 1849, S. 79. — Ueber die Längenverhältnisse der Fleischfasern der Muskeln im Allgemeinen, ebend. 1851, S. 63.

zung, die sie durch die Annäherung ihrer Befestigungspunkte bei der Bewegung der Glieder erfahren. Das Verhältniss der Länge zu dieser Verkürzung ist im Mittel = 1 : 0,47, also nahe = 2 : 1. — Viele Einzelmessungen bestätigen die Richtigkeit dieses Ausspruches, nur bei den über zwei Gelenke weggehenden Muskeln scheint die Verkürzung eine etwas beträchtlichere zu sein (1 : 0,6 bis 1 : 0,8), die geringste Verkürzung scheinen die Kaumuskeln zu erfahren (1 : 0,42 bis 1 : 0,46), wie daraus erklärlich ist, dass es in ihrem Zwecke liegt, bei Berührung der Kauflächen noch die grösste Kraft auszuüben.

Es erhellt aus diesen Messungen, dass die Muskeln bei ihrem Gebrauche im Körper nur ungefähr bis zur Hälfte ihrer grössten Länge sich verkürzen. Da sie aber (wenigstens bei Fröschen), wenn sie nicht mehr mit dem Körper in Verbindung stehen, sich sogar um 85 Proc. ihrer Länge zu verkürzen vermögen, so folgt hieraus, dass nicht das ganze Contractionsvermögen der Skelettmuskeln, sondern nur ein Theil desselben im Körper wirklich zur Anwendung kommt, folglich sich die Muskeln, wenn sie keinen Widerstand fänden, noch um 35 Proc. ihrer Länge weiter verkürzen könnten.

Der Nutzeffect ist proportional dem Gewichte der Muskeln. Die vergleichende Bestimmung des Gewichtes sämmtlicher Skelettmuskeln wird demnach einen vergleichbaren Maassstab für die Grösse ihres Nutzeffectes an die Hand geben. Weber führte solche Gewichtsbestimmungen an vier Leichnamen aus. Das Gesammtgewicht der Körpermuskeln betrug im Mittel aus diesen vier Fällen 23637 Gramme (47 Pfund), davon kamen auf Kopf und Rumpf 3891, auf die oberen Extremitäten 6630, auf die unteren Extremitäten 13116 Gramme. Dieses Verhältniss ist annähernd = 1 : 2 : 4. —

Das Verhältniss der Muskelmassen beider Hälften des Körpers ist annähernd gleich, aber nicht vollkommen, sondern um ein Geringes überwiegt die rechte Körperhälfte die linke. Das Verhältniss aller rechtseitigen zu allen linkseitigen Muskeln ist = 1 : 0,9527, an Kopf und Rumpf = 1 : 0,992, an den unteren Extremitäten = 1 : 0,936, an den oberen Extremitäten = 1 : 0,929. — Eine solche annähernde Symmetrie ist natürlich schon gefordert durch die Art der progressiven Bewegung, wie sie beim Menschen stattfindet; die geringe Abweichung erklärt sich genugsam aus der bei den meisten Menschen vorhandenen grösseren Uebung der rechtseitigen Muskeln, die Verschiedenheit ist darum an Kopf und Rumpf verschwindend klein und am beträchtlichsten an den oberen Extremitäten.

2. Von der Wirkungsgrösse der Muskelkraft.

Wir haben früher *) den Muskel an und für sich schon als einen complicirten Mechanismus betrachtet, wir haben ihn dort als einen solchen Mechanismus charakterisirt, bei dem die bewegenden Kräfte unmittelbar an die bewegte Masse gebunden sind, und dies machte eben die nähere Zergliederung so ungemein schwierig. Hier, wo es sich um die Untersuchung der vom Muskel zu leistenden Arbeit handelt, ist die Aufgabe eine viel einfachere. Hier haben wir den ganzen Muskel als Motor und seine Eigenschaften als solcher zu betrachten, gleichgültig aus welchen Wechselwirkungen im Inneren seines Gewebes die motorische Kraft resultirt, ähnlich wie eine Theorie der Dampfbildung überflüssig ist, wenn es sich um die Bestimmung der Leistungen einer Dampfmaschine handelt. Die Kraft des Muskels kann nun auf eine unendlich mannigfaltige Art als bewegende Kraft verwendet werden, auf eine viel mannigfaltigere Art als der Dampf, das Wasser und alle übrigen Motoren. Es kann sich jedoch begreiflicher Weise an dieser Stelle nicht um ein Eingehen in specielle Fälle, die mehr von praktischem Interesse sind, sondern nur um Feststellung der allgemeinen Principien handeln, nach welchen die mechanische Anwendung der Muskelkraft zu beurtheilen ist. Diese Principien sind übrigens, wie kaum bemerkt zu werden braucht, dieselben, die bei der Beurtheilung der Wirkung aller beliebigen anderen Naturkräfte angewandt werden.

Wir erkennen die Wirksamkeit aller Kräfte lediglich daran, dass sie den Massen, auf welche sie wirken, Bewegungen ertheilen. Wir beurtheilen die Grösse ihrer Wirkung nach der Grösse der bewegten Masse und nach der Grösse des vom Angriffspunkte der Kraft zurückgelegten Weges. Wirkung einer Kraft nennen wir daher das Product aus dem Gewichte der bewegten Masse in den während der Dauer der Krafteinwirkung zurückgelegten Weg **); dieser Weg kann speciell beim Muskel als Hubhöhe bezeichnet werden. Nennen wir also Q das gehobene Gewicht und h die Höhe, auf die es gehoben wurde, so findet man daraus die Wirkung

$$W = Qh.$$

Das Gewicht Q ist niemals = Null, wenn der Muskel keine fremde Masse zu bewegen hat, trägt er sein eigenes halbes Gewicht ***), es

*) S. hierüber §. 7.

**) Man hat dieses Product von mehr praktischem Standpunkte aus auch als „Arbeitsgrösse" bezeichnet.

***) Davon, dass ein an seinem oberen Ende befestigter freihängender Körper von der Hälfte seines eigenen Gewichtes belastet ist, kann man sich leicht Rechen-

kann daher auch die Wirkung der Muskelkraft, so lange eine Bewegung überhaupt möglich ist, niemals = Null werden. Durch jede derartige Muskelwirkung aber wird in der bewegten Masse eine bestimmte lebendige Kraft erzeugt, die sich wieder als Wirkung auf andere Körper übertragen kann.

Das Product $Q \times h$ giebt uns zugleich ein Maass ab für die Grösse der in einem speciellen Falle zur Anwendung kommenden Muskelkraft; es ist klar, dass diese weder allein aus dem gehobenen Gewichte, noch allein aus der Hubhöhe, sondern lediglich aus dem Producte beider, d. h. der hervorgebrachten Wirkung, beurtheilt werden kann. Das Weber'sche Maass der Muskelkraft oder was Euler absolute Kraft nannte, ist nur ein besonderer Fall hiervon, es ist dabei Q so gross genommen, dass h sehr klein (bei Weber gleich der durch Q bewirkten Dehnungsgrösse) wird. Dieses Maass kann wohl dazu dienen, die Kräfte verschiedener Muskeln zu vergleichen, es ist aber natürlich unbrauchbar, wenn es sich darum handelt, die von einem und demselben Muskel bei verschiedenen Widerständen aufgewendete Kraft zu ermitteln.

Nehmen wir an, die durch Gewichte bewirkten Verlängerungen wären innerhalb der weitesten Grenzen jenen proportional, so wären auch die Erhebungshöhen immer umgekehrt proportional den Belastungen, die Curve der Erhebungshöhen wäre also wie die Curve der Dehnungen eine gerade Linie und unterschiede sich von dieser nur dadurch, dass sie genau die umgekehrte Lage hätte; es wäre also unter allen Umständen $h = \frac{C}{Q}$, wenn C eine Constante bedeutet, und $Qh = C$. Die Wirkung Qh hätte also innerhalb der Grenzen $Q=0$ oder $h = \infty$ und $Q = \infty$ oder $h = 0$ denselben Werth. — Wir haben jedoch gesehen, dass jene Proportionalität wegen der vom Grade der Verkürzung abhängigen Elasticitätsänderung nur innerhalb engerer Grenzen statt hat, die Wirkungsgrösse Qh kann daher auch nur innerhalb engerer Grenzen der Belastung als constant betrachtet werden. Da aber die Dehnungen durch grössere Gewichte verhältnissmässig immer kleiner werden, so müssen entsprechend die Erhebungshöhen verhältnissmässig zunehmen, mit anderen Worten: in dem Pro-

---

schaft geben, wenn man sich den ganzen Körper, dessen Gewicht wir $= p$ setzen, in eine unendliche Menge unendlich dünner Querschnitte getheilt denkt. Das Gewicht, das der unterste Schnitt trägt, ist = 0, das, welches der oberste trägt, $= p$, alle zwischenliegenden Schnitte werden Gewichte tragen, die zwischen 0 und p in der Mitte liegen und nach Maassgabe ihrer Entfernung von beiden Endpunkten dem einen oder anderen sich nähern. Das Gewicht, welches der ganze Muskel trägt, wird demnach gleich sein dem Gewichte, welches jener Querschnitt zu tragen hat, der die Länge des Muskels halbirt, oder $= \frac{p}{2}$.

ducte $Q \times h$ nimmt h nicht in gleichem Maasse ab als Q zunimmt, dieses Product ist daher nicht constant, sondern mit wachsenden Werthen von Q und sinkenden Werthen von h vergrössert es sich, und sein Maximum wird es erreichen, sobald das Gewicht Q einen Grenzwerth erreicht hat, bei dem h noch nicht Null geworden ist. Sobald hingegen Q jenen Grenzwerth überschreitet, wird, da $h = 0$ wird, die Wirkung Qh ebenfalls Null werden. Von ihrem allmälig erlangten Maximum sinkt also diese plötzlich auf ihr Minimum zurück.

Der genannte Grenzwerth lässt sich noch näher bestimmen. Denken wir uns die Dehnungscurve des ruhenden und die des thätigen Muskels über einer und derselben Abscissenaxe gezeichnet, so wird die Gestalt beider Curven sich ähnlich sein, beide werden sich aber dadurch von einander unterscheiden, dass die Curve des thätigen Muskels einen steileren Verlauf nimmt als die des ruhenden. Es wird also eine Stelle geben, wo die zwei Curven sich schneiden, oder vielmehr, von welcher an sie in ihrem weiteren Verlaufe zusammenfallen. Diese Stelle entspricht jenem Grenzwerthe: die Erhebungshöhe wird nämlich Null für dasjenige Gewicht, welches den verkürzten Muskel um ebenso viel ausdehnt wie den unverkürzten. Dieser Punkt ist, wie man sieht, zugleich derjenige, wo eine Elasticitätsänderung in Folge des Eintrittes in den thätigen Zustand nicht mehr erfolgt. Das obige Resultat lässt sich daher auch folgendermaassen aussprechen: die Wirkungsfähigkeit des Muskels wird Null, sobald die bei einer gedachten unendlich kleinen Verkürzung eintretende Elasticitätsverminderung hinreicht, diese Verkürzung wieder aufzuheben.

In der Wirklichkeit wird jedoch dieses theoretische Ergebniss so beträchtliche Aenderungen durch den Einfluss der Ermüdung erfahren müssen, dass wir das genannte Maximum nur als ein imaginäres betrachten können, da die Voraussetzung, auf die hin es bestimmt wurde, ein für die verschiedensten Belastungen gleicher Ermüdungsgrad, nicht stattfinden kann. Lassen wir einen Muskel während des ganzen Verlaufes seiner Zusammenziehung mit einem und demselben Gewichte belastet, so wird, wie wir gesehen haben, sobald dieses einigermaassen beträchtlich ist, sein ermüdender Einfluss schon während der Verkürzung sich geltend machen und diese verringern. Die Ermüdung wird es also bedingen, dass das Product $Q \times h$ nicht in dem zu erwartenden Maasse mit der Vergrösserung des Gewichtes Q wächst, sondern es wird dieselbe mit steigenden Belastungen eine immer mehr wachsende Abnahme von h, also eine Aenderung in der Gestalt der Curve der Erhebungshöhen veranlassen. Diese verläuft wahrscheinlich in der Periode, in der die Ermüdung zurücktritt (d. h. bei geringeren Belastungen), convex, in der späteren Periode (bei grösseren Belastungen) concav gegen die Abscissenlinie, sie hat

demnach einen Wendepunkt, an diesem Wendepunkte, der einer gewissen mittleren Erhebungshöhe und einem gewissen mittleren Gewichte entspricht, wird die Erhebungshöhe im Verhältnisse zum Gewichte am grössten sein, er wird also in der Wirklichkeit dem Maximum der Wirkung entsprechen.

Dieses letztere Maximum der Wirkung ist es, was Ed. Weber (als grössten Nutzeffect) durch den Versuch annähernd bestimmt und für einen Froschmuskel von 1 Centimeter Länge und 1 Quadratcentimeter Querschnitt bei einer Belastung von 450 Gr. und einer Erhebungshöhe von 0,401 Centimeter liegend, also = 180 Gr. 1 Centimeter hoch gehoben, gefunden hat *).

Da das Product Qh für die verschiedenen Werthe der beiden Factoren Q und h veränderlich ist, so ist es klar, dass es nicht ohne Weiteres dazu verwandt werden darf, um die Kraft verschiedener Muskeln mit einander zu vergleichen, sondern man hat hierzu diejenigen Gewichte aufzusuchen, die von den zwei zu vergleichenden Muskeln, wenn sie gleich lang wären, zur gleichen Höhe gehoben würden. Diese Gewichte, auf gleiche Querschnitte zurückgeführt, geben ein Maass ab für die Wirkungsgrösse beider Muskeln. Am einfachsten wird man also diejenigen Gewichte vergleichen, die zwei Muskeln von der Einheit des Querschnittes und der Einheit der Länge gleich hoch erheben würden. Das Weber'sche Maass der Muskelkraft entspricht nicht ganz dieser Anforderung, denn er nimmt hierzu nicht diejenigen Gewichte, für welche die Erhebungen gerade = 0 sind, sondern diejenigen, für welche die Erhebungen gleich den durch die Gewichte veranlassten Dehnungen werden, da aber die letzteren nach der Grösse der Gewichte verschieden sind, so sind auch seine Erhebungshöhen — wenn auch innerhalb sehr niederer Grenzen — noch wechselnd.

3. Vom mechanischen Effecte der Muskelarbeit.

Das Product aus der gehobenen Last in die Hubhöhe, welches uns als Maass der Wirkung der Muskelkraft soeben gedient hat, ist von Ed. Weber Nutzeffect der Muskeln genannt worden. Die Unterscheidung, welche derselbe zwischen wirklichem und möglichem Nutzeffect gemacht hat (s. oben), ist, wie mir scheint, nicht haltbar, denn der Muskel contrahirt sich nur von dem Momente an, wo seine Kraft grösser als die Last geworden ist, und von dem Momente an, wo sie kleiner wird, geht die Verkürzung in die Verlängerung über. Würden wir also das Gewicht in jedem Momente der Muskelkraft anpassen, so würde sich der Muskel gar nicht zu verkürzen vermö-

*) A. a. O. S. 96.

gen, wir würden daher gar keinen Effect erhalten. — Bei Weber's Bestimmungen des messbaren Nutzeffectes ist offenbar mehrfach der Einfluss der Ermüdung thätig gewesen; so ist namentlich, wie oben weiter ausgeführt wurde, lediglich die Ermüdung Ursache, dass das Maximum des Productes $Q \times h$ bei einer gewissen mittleren Last und Hubhöhe liegt. Wäre dies nicht, so müsste nothwendig die auf den gleichen Ermüdungsgrad reducirte Dehnungscurve einen derartigen Wendepunkt haben, wie wir ihn für die unter dem Einflusse der Ermüdung erhaltene gefunden haben. — Ein ferneres von Weber angeführtes auffallendes Resultat ist, dass „der eine Muskel den zweiten bei geringer Belastung übertreffen kann, während er bei grösserer Belastung von ihm übertroffen wird, d. h. dass der erste Muskel kleine Lasten, der zweite dagegen grosse Lasten verhältnissmässig am höchsten zu heben vermag, — dass also die Kraft, mit welcher ein Muskel sich zu verkürzen strebt, mit der Länge, um die er sich zu verkürzen strebt, bei verschiedenen Muskeln nicht in gleichem Verhältnisse steht" *). Ich kann mir dies gleichfalls nur unter der Annahme einer in den verschiedenen Versuchen mit verschiedener Raschheit vorgeschrittenen Ermüdung erklären.

Da wir unter mechanischem Effecte oder Nutzeffecte nur eine solche Wirkung verstehen, mittelst welcher in mechanischem Sinne irgend eine Arbeit geleistet werden kann, so kann uns auch das einfache Product der Last in die Erhebungshöhe nicht zur Bestimmung des Nutzeffectes genügen. Dadurch dass der Muskel einmal aus seinem Ruhezustande in seinen Bewegungszustand übergeht, kann er eine Last nur um sehr Weniges fördern, die durch eine einmalige Contraction hervorgebrachte nützliche Wirkung ist so klein, dass sie gar nicht in Betracht kommen kann. Eine Arbeit im mechanischen Sinne leistet der Muskel, wie die tägliche Erfahrung zeigt, lediglich durch einen steten Wechsel zwischen seinen beiden Gleichgewichtszuständen, und der Muskel ist eben dadurch ein mechanischer Leistung fähiges Organ, dass er fast beliebig oft zwischen diesen mit verschiedenen Formen verbundenen Gleichgewichtszuständen zu wechseln vermag. Es gebührt Helmholtz das Verdienst, dies zuerst ausgesprochen zu haben, und dieser Gesichtspunkt war es, der denselben veranlasste, zuerst die Vorgänge bei der einfachen Zuckung zu studiren. Er sagt: „der andauernd gleichmässig erregte Muskel bringt durch die erschöpfendste Anstrengung keine Arbeit im Sinne der Mechanik hervor, er bewirkt nur, dass die Körpertheile in einer neuen Gleichgewichtslage ruhend verweilen. Um eine Arbeit zu leisten, Bewegungen des eigenen Körpers oder Veränderungen in der Aussenwelt hervorzubringen, muss der Muskel zwischen Ruhe und

*) A. a. O. S. 95.

Erregung wechseln, und die Grösse seiner Arbeit wird wesentlich von der Geschwindigkeit des Wechsels abhängen“ *).

Sobald aber der Muskel öfter nach einander sich contrahirt, so bleiben die einzelnen Zusammenziehungen an Grösse und Dauer nicht einander gleich, sondern sie verändern sich in dem Maasse als die Ermüdung fortschreitet, die Ermüdung ist also ein bei Beurtheilung der Muskelarbeit wesentlich mit zu berücksichtigender Factor. Namentlich haben wir hier auf unsere früheren Versuche über den Verlauf der Ermüdung bei Erregungsursachen, die in bestimmten Pausen einwirken, zurückzugehen.

Der Muskel ist somit nicht ein Motor, der mit unveränderlicher Intensität auf die zu bewegenden Massen einzuwirken, und diesen dadurch eine gleichförmige Geschwindigkeit zu ertheilen vermag, sondern die Muskelkraft ist eine periodisch veränderliche Kraft, die darum auch den Körpern, auf die sie unmittelbar einwirkt, nur eine periodische, d. i. abwechselnd steigende und fallende, Bewegung zu ertheilen vermag.

Bei einer jeden periodischen Bewegung können wir aber wieder zwei Fälle unterscheiden: es können sich entweder die Perioden im Verlaufe einer grösseren Zeit immer in der gleichen Weise wiederholen, so dass jede Periode einen der voraufgegangenen identischen Cyclus von Bewegungszuständen enthält; oder aber die Perioden können im Laufe der Zeit sich ändern, so dass die späteren den früheren nicht völlig gleich, sondern an Dauer und Umfang entweder grösser oder kleiner sind. Dieses Letztere ist der Fall bei den durch die Muskelkräfte veranlassten Bewegungen, die Ermüdung ist bei ihnen die Ursache, dass die einzelnen Bewegungsperioden sich nicht identisch bleiben. Nur innerhalb eines kleineren Abschnittes des Arbeitsverlaufes können dieselben als annähernd gleich betrachtet werden, die Bewegungen, die der Muskel während dieser Zeit ausführt, tragen daher den Charakter eines periodischen Beharrungszustandes; der Arbeitsverlauf im Ganzen hat aber einen veränderlichen Beharrungszustand, indem die einzelnen Perioden an Dauer und Umfang sich vermindern.

Wenn wir jede einzelne Hubhöhe mit dem dabei gehobenen Gewichte multipliciren und die so erhaltene Summe zusammenzählen, so giebt uns dies den Gesammteffect der geleisteten Arbeit. Nennen wir diesen E, die auf einander folgenden Hubhöhen h_1, h_2, h_3 . . . . h_n und die entsprechenden Gewichte q_1, q_2, q_3 . . . . q_n, so ist hiernach

$$E = q_1 h_1 + q_2 h_2 + q_3 h_3 + \ldots . q_n h_n.$$

Diese Formel vereinfacht sich, wenn, wie z. B. in unseren Ver-

*) Müller's Archiv, 1850, S. 276, 277.

suchen, jedesmal das nämliche Gewicht gehoben wird, es sei dies $= Q$, so ist

$$E = Q\,(h_1 + h_2 + h_3 + \ldots . h_n).$$

Setzen wir die mittlere Hubhöhe $= h$, so dass

$h = \frac{h_1 + h_2 + h_3 + \ldots h_n}{n}$ ist, so ist auch

$$E = Qnh.$$

Wir haben dann den Effect der veränderlichen Muskelkraft ausgedrückt als Effect einer Kraft mit periodischem Beharrungszustande, bei der jede einzelne Hubhöhe $= h$ wäre, oder auch als Effect einer mit gleichförmiger Intensität wirkenden Kraft, die in derselben Zeit einen Weg $= nh$ zurückgelegt hätte.

Man pflegt den so bestimmten Effect als Totaleffect zu bezeichnen und dagegen Nutzeffect denjenigen Theil desselben zu nennen, der bei der zu leistenden Arbeit in Betracht kommt. Man erhält diesen letzteren, indem man von der gesammten zu bewältigenden Last denjenigen Theil abzieht, welcher ohne Nutzen für die Arbeit verloren geht. Dieser Theil, die s. g. Nebenlast, kann je nach dem speciellen Falle von sehr verschiedener Grösse sein; der nach Abzug der Nebenlast bleibende Theil wird als Nutzlast bezeichnet, weil seine Weiterförderung der eigentliche Zweck der Arbeit ist. Das Product der Nutzlast in die einzelnen Erhebungshöhen giebt also erst den wahren Nutzeffect, der für jeden einzelnen Fall besonders bestimmt werden muss.

Wenn wir hier mit Gesammteffect denjenigen Effect bezeichnen, welchen der Muskel während seines ganzen Arbeitsverlaufes, also von der ersten Zusammenziehung an bis zur völligen Erschöpfung, hervorbringt, so ist klar, dass dieser Gesammteffect wesentlich abhängt von der Grösse der zwischen den einzelnen Zusammenziehungen liegenden Erholungspausen. Die Aenderung, welche in der Verkürzung eintritt, wird um so geringer sein, je beträchtlicher jene Pausen sind, denen wir der Einfachheit halber während des ganzen Arbeitsverlaufes wieder die gleiche Grösse geben wollen, und um so grösser werden die Zeitabschnitte werden, während deren die Arbeit sich nur unmerklich ändert, also annähernd ein Beharrungszustand vorhanden ist; und endlich werden wir eine Grenze erreichen, wo die Erhebungshöhen sich gar nicht mehr ändern, wo also streng genommen die Arbeit ins Unendliche fortdauern kann. Hier ist dann erst der veränderliche in der That in einen periodischen Beharrungszustand übergegangen, und erst, sobald der Muskel bei diesem angelangt ist, hat er zugleich das mögliche Maximum seines Gesammteffectes erreicht, welches ebenfalls, streng genommen, unendlich gross ist. Mit der Verkleinerung der Erholungspausen wird der Gesammteffect sinken, und er wird endlich sein Minimum erreichen, wenn

man, wie dies in unseren Versuchen geschah, den Muskel im Momente nach geschehener Verlängerung sich schon wieder verkürzen lässt. Geht man noch weiter, lässt man dem Muskel nicht einmal zur Verlängerung mehr Zeit, so macht man ihm, indem man ihn zur dauernden Zusammenziehung zwingt, überhaupt jeden mechanischen Effect unmöglich. Der mögliche Gesammteffect ist also zwischen den Grenzen 0 und ∞ enthalten und kann innerhalb dieser Grenzen jeden beliebigen Werth haben.

Bei dieser Bestimmung des Gesammteffectes ist nicht Rücksicht genommen auf die Zeit, während welcher die Arbeit geleistet wurde. Wenn der Muskel während einer Zeit t ein Gewicht Q successiv auf die Höhen $h_1, h_2, h_3 \ldots . h_n$ gehoben hat, so ist der in einer Zeiteinheit, z. B. in einer Secunde, während dessen hervorgebrachte mittlere Effect, den wir mit E_m bezeichnen,

$$E_m = Q \frac{h_1 + h_2 + h_3 + \ldots . h_n}{t} = Q \frac{n h}{t} .$$

Dieser in einer Secunde geleistete mittlere Effect hängt nun wesentlich von der Grösse der Zeit t ab. Er ist, wenn der Muskel während der Arbeit sich allmälig erschöpft, die Perioden also abnehmen, im Anfange der Arbeit am grössten, und um so grösser, je kleiner man die Zeit t nimmt. Macht man die Ruhepausen so gross, dass die Perioden sich nicht ändern, so ist der in der Zeiteinheit geleistete Effect der gleiche, wie gross man auch die Zeit t nehmen mag, aus der man ihn bestimmt, er ist aber zugleich wegen der grossen Dauer der Erholungspausen ein sehr kleiner.

Handelt es sich daher darum, die Muskelkraft möglichst nützlich zu verwenden, so muss die Zeitdauer, während deren sie ihre Leistung vollenden soll, sehr in Betracht gezogen werden, und zwar wird man bei einer kürzer andauernden Arbeit einen rascheren, bei einer länger andauernden einen langsameren Rhythmus in der Aufeinanderfolge der Bewegungsperioden zu wählen haben, um jedesmal das mögliche Maximum des Effectes zu erreichen.

Unsere Betrachtungen beziehen sich lediglich auf die Leistungen des einzelnen Muskels. Bei den Arbeiten grösserer Muskelcomplexe, wie sie allein von praktischer Wichtigkeit sind, haben wir bei Bestimmung des mechanischen Effectes zwei Formen von Arbeit zu unterscheiden: die eine umfasst diejenigen Arbeiten, bei denen der Arbeiter an Ort und Stelle verbleibt, hier sind die Bewegungen stets periodische, und man findet daher hier den Effect auf dieselbe Weise wie für die Leistung des einzelnen Muskels, indem man die jedesmal geförderten Gewichte mit der Grösse der einzelnen Bewegungen multiplicirt. Bei der zweiten Form legt der Arbeiter einen Weg zurück und ertheilt einer zu fördernden Last dieselbe Bewegung. Hier ist zwar die Leistung des Arbeiters zusammengesetzt aus lauter

einzelnen periodischen Bewegungen, aber die aus diesen resultirende Bewegung des Gesammtkörpers, die bei der Bestimmung des Effectes in Betracht kommt, geschieht nur nach einer Richtung und kann dabei mit gleichförmiger oder ungleichförmiger Geschwindigkeit erfolgen. Es ist daher in diesem Falle der mechanische Effect einfach das Product aus der Last in die Wegstrecke, um die sie gefördert wurde.

Was endlich das Maximum des Effectes in diesen verwickelteren Fällen betrifft, so scheint zur Bestimmung desselben von allen bisher eingeschlagenen das von Coulomb angewandte rein empirische Verfahren, welches nur die eine zwar unbewiesene, aber vermuthlich nicht sehr von der Wahrheit abweichende Voraussetzung macht, dass innerhalb engerer Grenzen die Abnahme des Effectes der Zunahme der Last proportional sei, am meisten Zutrauen zu verdienen.

Nachträge.

Zu S. 119. Ed. Weber hat den von Volkmann gegen seine Untersuchungen gemachten Einwürfen eine kritische und experimentelle Widerlegung entgegengestellt. (Berichte über die Verhandl. der Ges. der Wiss. zu Leipzig, 12. Dec. 1856.) Hierin giebt Weber von vornherein zu, dass die Ermüdung nicht bloss von der Dauer des thätigen Zustandes, sondern auch von der Grösse der Anstrengung während derselben abhängig sei, indem er erklärt, dass er selbst schon vor Volkmann zu dieser Vermuthung gelangte. Nichtsdestoweniger sucht er den Nachweis zu liefern, dass aus den Volkmann'schen Versuchen weder diese Folgerung noch irgend sonst eine gezogen werden könne. Die Abweichungen seiner Resultate sucht er theils auf Rechnungsfehler, theils auf Versuchsfehler zurückzuführen.

1) Rechnungsfehler soll Volkmann bei der Bestimmung des Dehnungsmaasses, das er ohne die zu Grunde liegenden Versuche mittheilt, begangen haben. Ist nämlich D die Dehnung, welche ein Muskel von der Länge l durch irgend ein Gewicht p erfährt, so ist nach ihm $\frac{D}{l}$ das Maass der Dehnbarkeit für dieses Gewicht. Dieses Maass hatte aber Weber in seiner früheren Arbeit gesetzt $= \frac{D}{\left(l + \frac{D}{2}\right) p}$, und da dieser Ausdruck von dem obigen verschieden ist, so erklärt er die Volkmann'schen und seine eigenen Resultate für durchaus unvergleichbar, so dass, wenn jene auch für verschiedene Versuchsmethoden verschiedene Werthe ergeben, dies deshalb doch noch keineswegs mit seinen richtiger berechneten Resultaten der Fall sein würde; eine Bestätigung hierfür findet er darin, dass die von Volkmann angegebenen Werthe der Dehnbarkeit sehr viel grösser sind als die von ihm selbst gefundenen.

Das Letztere versteht sich von selbst, wenn man nur einen Blick auf obige Ausdrücke wirft, aber es folgt daraus noch keineswegs, dass Versuche, bei denen man die erste Berechnungsweise anwandte, auf Versuche, bei denen die zweite benutzt wurde, gar keinen Schluss erlauben; es handelt sich im vorliegenden Falle ja nur darum, zu entscheiden, ob die Methode der Messung der Erhebungshöhen sichere, nicht durch unberechenbare Einflüsse veränderliche Resultate giebt, dazu sind aber alle Versuchsresultate brauchbar, sobald sie nur unter sich vergleichbar sind; dies sind sie aber annähernd ebenso gut, wenn man das Volkmann'sche, als wenn man das Weber'sche Dehnungsmaass annimmt, vorausgesetzt, dass man in beiden Fällen die Bedingung erfüllt, das Gewicht je in allen Versuchen von gleicher Grösse zu wählen. Diese Bedingung ist aber bei der Weber'schen Methode ebenso nothwendig als bei der Volkmann'schen, weil der Verkürzungsgrad innerhalb weiterer Grenzen dem Gewichte nicht einfach umgekehrt proportional, und weil daher das Dehnungsmaass eine mit der Belastung veränderliche Grösse ist. Theils aus diesem Grunde, theils weil der Grad der Zusammenziehung überdies je nach der Grösse der Erregung, nach der Leistungsfähigkeit des Muskels u. s. w. allzu variabel ist, wäre es ganz zwecklos, ein absolutes Maass der Dehnbarkeit für einen Muskel auffinden zu wollen, für dieses würde überdies nicht einmal die Weber'sche Formel genügen, welche diejenige Grösse angiebt, um die ein Muskel von der Längeneinheit durch die Gewichtseinheit gedehnt wird und dagegen den Querschnitt ganz unberücksichtigt lässt. Die absolute Dehnbarkeit müsste hingegen durch diejenige Verlängerung ausgedrückt werden, welche die Gewichtseinheit an einem Muskelstücke von der Längen- und Querschnittseinheit hervorbrächte. Nennen wir diese absolute Dehnbarkeit $\triangle$, l_1 die Länge und q_1 den Querschnitt des unausgedehnten, l_2 die Länge und q_2 den Querschnitt des ausgedehnten Muskels und p das dehnende Gewicht, so wäre demnach

$$\triangle = \frac{(l_2 - l_1)\,\frac{(q_1 + q_2)}{2}}{\frac{(l_1 + l_2)}{2}\,p}.$$

Wenn daher Weber die Volkmann'sche Berechnungsweise geradezu falsch nennt, so ist seine eigene zum mindesten nicht richtig; unter einander vergleichbare Resultate giebt aber die erstere fast ebenso gut als die letztere, und vollends so beträchtliche Differenzen, wie sie Volkmann bei seinen verschiedenen Versuchsmethoden gefunden hat, aus dieser Berechnungsweise abzuleiten, ist ganz unmöglich, sondern es muss für jene Differenzen ein tieferer, in den Versuchen selber liegender Grund aufgesucht werden. Einen solchen sucht nun Weber

2) in Versuchsfehlern, die in dem von Volkmann eingeschlagenen Verfahren zur Befestigung des Froschmuskels begründet sein sollen. Dieser Vorwurf scheint in der That nicht unberechtigt zu sein, so viel sich aus dem Wenigen ersehen lässt, was Volkmann über sein Verfahren mittheilt (s. bei Weber S. 187); Weber selbst erhielt in einer Versuchsreihe, die er nach der Volkmann'schen Weise anstellte, ebenfalls ähnliche abweichende Resultate. Ob dieser Vorwurf genügend ist, um die Volkmann'schen Einwände ganz zu beseitigen, lässt sich natürlich nicht entscheiden, und um so dankenswerther ist es, dass Weber selbst diesen Gegenstand noch einer experimentellen Prüfung unterwarf, bei der er seine frühere Messungsmethode in ungeänderter Weise zur Anwendung brachte.

Weber hat drei verschiedene Verfahren benutzt: 1) seine frühere oder die *a*-Methode Volkmann's, 2) Belastung des Muskels im Momente seiner grössten Verkürzung, 3) Belastung des Muskels kurze Zeit ehe er seinen grössten Contractionsgrad erreicht, dadurch, dass er ein auf einem Träger befindliches Gewicht aufhebt. — Man sieht, dass das Verfahren 2 der *c*-Methode, das Verfahren 3 der *d*-Methode Volkmann's entspricht. In einer ersten Versuchsreihe wurden nun abwechselnd Methode 1 und 2, in einer zweiten ebenso 1 und 3 angewandt und mit einander verglichen.

In der ersten Versuchsreihe ergab sich zwischen den nach beiden Methoden erhaltenen Resultaten kein Unterschied. Weber verliess jedoch dieses Verfahren, weil die Messung, namentlich wenn der Muskel ermüdet war, allzu unsicher wurde (s. a. a. O. S. 180). Diese Unsicherheit ist allerdings, wie ich mich in meinen eigenen Versuchen überzeugte, bei jenem Verfahren so gross, dass es mir gar nicht möglich scheint, dabei überhaupt einigermaassen zuverlässige Resultate erhalten zu können. Es ist schon äusserst schwierig, gerade in dem Momente zu belasten, wo der Muskel das Maximum seiner Contraction erreicht hat, ohne allen Anhaltspunkt bleibt man aber vollends bei der Bestimmung der durch das Gewicht bewirkten Verlängerung, denn diese geht unmittelbar und durchaus nicht scharf abgegrenzt in den weiteren Verlauf der Ermüdung über; wenn daher diese Methode überhaupt anwendbar ist, so dürfte dabei doch die Zuhülfenahme des Kymographions nach Volkmann's Vorgang unerlässlich sein, denn es lässt sich aus der Gestalt der vom Muskel gezogenen Curve viel leichter die durch das Gewicht bewirkte Verlängerung von der übrigen trennen als aus der unmittelbaren Beobachtung an der Scala nach Weber, und wenn der Letztere im Mittel aus seinen Versuchen (von denen er übrigens einen, weil er zu sehr abweicht, hinweglässt) Zahlen gewinnt, die noch in der Decimale übereinstimmen, so scheint mir dies kaum mehr als einem glücklichen Zufall zugeschrieben werden zu dürfen.

In seiner zweiten Versuchsreihe erhielt Weber minder übereinstimmende Ergebnisse, sondern es waren hier die nach der Methode 3 erhaltenen Werthe der Dehnbarkeit etwas kleiner als die nach der Methode 1 erhaltenen, und diese Differenz wurde um so grösser, je weiter die Ermüdung fortschritt. — Weber kommt dadurch schliesslich selber auf das Volkmann'sche Resultat zurück, dass der Muskel während der Dauer seiner Contraction schon ermüdet, oder dass die Ermüdung nicht bloss von der Dauer des thätigen Zustandes, sondern auch von der Grösse der Anstrengung des Muskels während derselben abhängig sei. Wenn er aber weiter diesen Satz nur mit der Einschränkung anerkennt, dass ein solcher Einfluss der Contraction erst beim ermüdeten Muskel merklicher werde, wonach also die ganze Methode der Messung der Erhebungshöhen nur beim leistungsfähigen Muskel anwendbar wäre*), so können wir dem nach unseren eigenen Erfahrungen keineswegs beistimmen. Beim ermüdeten Muskel ist es allerdings bei weitem schwieriger, richtige Resultate zu erhalten, aber nicht deshalb, weil diese zu erlangen wegen der bei verschiedenen Gewichten in verschiedenem Maasse sich geltend machenden Ermüdung überhaupt unmöglich ist, sondern deshalb, weil erstens die Messung dadurch schwieriger wird, dass der ermüdete Muskel viel kürzere Zeit im Maximum seiner Contraction verharrt (s. Fig. 13 S. 182), und weil es zweitens mit fortschreitender Ermüdung viel schwerer wird, Ermüdung und Erholung gegen einander abzugleichen, indem immer mehr die erstere über die letztere überwiegt (S. 113), und namentlich giebt hierbei die Weber'sche Reductionsweise auf gleiche Ermüdungsgrade immer fehlerhaftere Resultate. Die Anwendbarkeit dieser Versuchsmethode ist vielmehr, wie aus dem früher in §. 2 und §. 8 Mitgetheilten zur Genüge hervorgeht, an die Grösse der Belastung gebunden: die erste Bedingung einer während der Dauer der Contraction annähernd gleichbleibenden Erregbarkeit ist, dass das belastende Gewicht eine gewisse ziemlich niedere Grenze (die von Weber und Volkmann in ihren Versuchen meistens eingehalten wurde), nicht überschreitet, bei Froschmuskeln von den benutzten Dimensionen liegt dieselbe ungefähr bei 20 Grammen.

Die Folgerung, die aus allen diesen Erörterungen resultirt, ist somit die schon früher von uns geltend gemachte, dass nur innerhalb

*) Man sieht leicht ein, dass hierdurch auch Alles, was Weber selbst in seiner früheren Arbeit über die Ermüdung und die Elasticitätsverhältnisse des Muskels während derselben mitgetheilt hat, zusammenfallen würde. — Die von Weber in Folge der Ermüdung beobachtete Elasticitätsabnahme erklärt sich zum Theil aus dem nachwirkenden Einflusse des Tetanus auf die Elasticität (§. 2 Nro. 5), der auch aus den von Weber selbst für die Dehnbarkeit des ruhenden Muskels erhaltenen Zahlen hervorgeht (Muskelbewegung S. 74 und f.). Er lässt sich nur dann sicher vermeiden, wenn genügend lange Erholungspausen gewählt werden.

engerer Grenzen der Belastung die Methode der Messung der Erhebungshöhen anwendbar ist, wo dann ihre Resultate mit den in §. 2 Nro. 4 gemachten Einschränkungen zu Schlüssen verwerthet werden können. — Was die in den Abhandlungen Volkmann's und Weber's zu Tage tretenden Meinungsverschiedenheiten über die Wirksamkeit der elastischen Kräfte bei der Muskelcontraction betrifft, so halten wir es nach den früheren Erörterungen für überflüssig, hierauf noch einzugehen, und verweisen wir in dieser Beziehung namentlich auf die theoretischen Bemerkungen in §. 7.

Zu S. 164. J. Hoppe (Zeitschr. der Ges. der Wiener Aerzte, 1857, S. 609) hat die Bernard-Koelliker'schen Untersuchungen wiederholt und glaubt durch dieselben im Gegensatz zu jenen Forschern die Irritabilität widerlegen zu können. Wer sich jedoch die Mühe nimmt, aus einer grossen Menge nichtssagender Versuche, die dieser Experimentator mit gewohnter Ausführlichkeit mittheilt, die kleine Zahl wirklich verwerthbarer herauszusuchen, der wird sich überzeugen, dass die Versuche das Gegentheil von dem beweisen, was die Schlussfolgerungen angeben. —

Zu S. 166. M. Schiff hat schon vor einiger Zeit (Moleschott's Untersuchungen etc. Bd. I, 1) die Ansicht ausgesprochen und neuerdings (Lehrb. der Physiologie, Lahr 1858, Heft I) weiter auseinandergesetzt, dass bei mechanischer Reizung der Muskelsubstanz diese unmittelbar zur Contraction angeregt werde, und die so entstehende Contraction hat er im Gegensatze zur neuromuskulären Bewegung als idiomuskuläre bezeichnet. — Die idiomuskuläre Bewegung betrachtet er als ein Hauptbeweismittel für die Existenz einer selbständigen Reizbarkeit; dass diese Bewegung aber in der That idiomuskulär sei, dafür bringt er folgende Gründe: 1) die Contraction hat eine eigenthümliche Form, sie ist stets local beschränkt, entsteht langsamer als eine Zuckung und verschwindet allmäliger; 2) sie verdankt nur mechanischen und chemischen Reizen ihren Ursprung, denn sie entsteht noch zu einer Zeit nach dem Tode, wo Schwankungen galvanischer Ströme, auf den Muskel angewandt, unwirksam bleiben; 3) sie lässt sich hervorrufen, wenn man auch den Nerven durch einen aufsteigenden constanten Strom lähmt.

Unter diesen Gründen ist der erste offenbar vom grössten Gewichte; aber auch er verliert sehr, wenn man erwägt, dass Schiff seine Versuche vorzugsweise an Muskeln schon längere Zeit gestorbener Thiere anstellte. Wenn man einen solchen dem Tode nahen Muskel berührt, so geht, wie Schiff selbst (a. a. O. S. 26) beschreibt, von der berührten Stelle eine Contractionswelle aus, die sich nach beiden Seiten bis ans Ende des Muskels verbreitet. Diese Welle ver-

läuft mit fortschreitender Erschöpfung immer langsamer und wird zugleich in grösserer Entfernung von der Reizstelle immer schwächer, bis sie endlich nur noch in der unmittelbaren Umgebung dieser Stelle vorhanden ist. Nur diese Zusammenziehung in der Umgebung der Reizstelle nennt nun Schiff idiomuskulär, während er jede weiter verbreitete für eine neuromuskuläre erklärt; eine solche Abgrenzung ist aber offenbar durchaus künstlich, wenn die eine Bewegung von Nerven ausgeht, so ist dies wohl auch mit der anderen der Fall, und es ist kein Grund vorhanden, warum wir nicht Schiff's idiomuskuläre Bewegung für eine local beschränkte Zuckung von sehr langsamem Verlaufe halten sollen, bei der die Dauer des Stadiums der latenten Reizung sehr gross und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Innervationsvorganges im Nerven sehr klein geworden ist, ein derartiger Grund ist um so weniger vorhanden, als ja Schiff selbst einen ebenso langsamen Contractionsrhythmus auch den neuromuskulären Bewegungen des erschöpften Muskels zugesteht. — Bei ganz frischen Muskeln bekenne ich jedoch, dass ich niemals eine idiomuskuläre Bewegung an der gereizten Stelle von der übrigen Zuckung zu unterscheiden vermochte; Schiff selbst bemerkt, dass in diesem Falle der idiomuskuläre Wulst weit rascher wieder verschwinde. Zugleich muss ich darauf aufmerksam machen, dass man bei diesen Versuchen, leichter als man glauben sollte, die mit dem reizenden Instrumente mitgetheilte mechanische Bewegung mit einer örtlichen Contraction verwechseln kann, und dass ferner bei frischen Muskeln die schon durch das Blossliegen an der kälteren Luft entstehenden Zuckungen die Beobachtung stören.

Von noch viel geringerer Bedeutung sind die unter 2) und 3) angeführten Gründe. — Völlig unrichtig ist, dass der Muskel auf mechanische und chemische Reize noch antwortet, wenn er für elektrische schon abgestorben ist. Dieser Irrthum konnte nur dadurch entstehen, dass entweder die reizende Kette zu schwach war, oder dass geringe Contractionsgrade übersehen wurden, oder gar dadurch, dass mechanische Erschütterungen und chemische Gerinnungen mit einer lebendigen Contraction verwechselt wurden (s. unten). Unsere Versuche in §. 4 Nr. 4 haben bewiesen, dass, nachdem die Nervenverbreitungen im Muskel durch längere Einwirkung des Stromes längst schon abgestorben sind, der Muskel selbst noch auf den Strom reagirt, und die in diesem Falle von ihm erhaltene Zusammenziehung trägt allein und rein den Charakter einer idiomuskulären an sich, d. h. sie ist eine während der Dauer der Stromeseinwirkung continuirlich andauernde. Solches ist bei der durch mechanische Reizung erhaltenen Contraction nicht der Fall: sie breitet sich kreisförmig um die Berührungsstelle aus, ihr ganzer Verlauf fällt wie der Verlauf der Zuckung in die Zeit nach geschehener Reizung. — Mittelst der Er-

regung auf chemischem Wege scheint Schiff die Wahrnehmung seiner idiomuskulären Contraction minder geglückt zu sein, und es scheint namentlich, dass er hier öfters eine Gerinnung für eine eigentliche Muskelzusammenziehung genommen hat; so z. B., wenn er S. 43 sagt: „Aether- und Chloroformdämpfe, die den entblössten Muskel direct treffen, erzeugen eine idiomuskuläre Contraction, die über den ganzen Muskel verbreitet als Starre auftritt“*).

Dass man, wenn eine Nervenstrecke dem lähmenden constanten Strome ausgesetzt ist, durch mechanische Reizung des zugehörigen Muskels noch schwache Contractionen erhalten kann, ist sowohl aus den Gesetzen des Elektrotonus als aus Pflüger's Beobachtungen erklärlich; denn nach beiden nimmt mit der Entfernung von der durchflossenen Strecke die Veränderung des Nerven durch den Strom ab, die peripherischen Nervenzweige können daher reizbar sein, während der Nervenstamm dies nicht ist. Der Fall ist hier derselbe wie bei einem absterbenden Muskel: bei diesem sind die grösseren Nervenzweige schon todt, ausgebreitetere Zuckungen sind daher unmöglich, während die feineren Nervenzweige noch erregbar sind und daher örtlich beschränkte Zusammenziehungen veranlassen. —

Alle Thatsachen weisen darauf hin, dass die elektromotorischen Moleküle des Muskels eine viel trägere Beweglichkeit als die des Nerven besitzen. Bei diesen pflanzt sich jede Erschütterung nach beiden Seiten allmälig schwächer werdend bis zu den Enden der Faser fort, jene verändern ihre Richtung nicht weiter, als die Einwirkung der richtungsbestimmenden Kräfte reicht. Daher könnte, wenn auch der mechanische und chemische Reiz genügte, die elektromotorischen Moleküle des Muskels unmittelbar in Bewegung zu setzen, diese Bewegung doch niemals über die beschränkte Stelle des Reizes sich ausbreiten; wenn dieser z. B. in einer schmalen Linie einwirkte, müsste sie in der vorgezeichneten Linie verbleiben, mit dem Aufhören des Reizes würde auch die Anregung zur Bewegung wieder verschwinden, und es ist klar, dass somit auf die Weise, auf welche gerade die wirksamsten mechanischen Reize geschehen, kaum irgend bemerkbare Zusammenziehungen geweckt werden könnten. Schon hieraus wird es ungemein wahrscheinlich, dass die einzige Kraft, welche den Muskel in den elektrotonischen Zustand und in Folge dessen in Zusammenziehung versetzen kann, die richtende Kraft des elektrischen Stromes ist, sie es, dass sie unmittelbar oder erst durch

---

*) Vergl. überhaupt Alles, was a. a. O. S. 41 — 44 gesagt wird. Wer diese Erörterungen über die Muskelreize gelesen hat, wird es nicht mehr erstaunlich finden, dass der Verfasser auch hinsichtlich der Todtenstarre zu einer Ansicht gelangt, die hinreichend sich selbst kritisirt: die Todtenstarre nämlich ist des Muskels letzter vitaler Act, seine letzte idiomuskuläre Contraction! (S. 50.)

die entsprechende Richtungsänderung in den elektromotorischen Molekülen des Nerven auf ihn einwirkt. Im ersteren Falle ist aber die Zusammenziehung eine dauernde, sie hält so lange an als der Strom, im letzteren Falle ist sie nur eine kurz vorübergehende Zuckung. Es muss daraus geschlossen werden, dass die Grösse der Erregung, die von der Nervenröhre ausgeht, im Anfange des elektrotonischen Zustandes diejenige während seiner Dauer um ein sehr Bedeutendes übertrifft, dass, mit anderen Worten, die elektromotorischen Moleküle des Nerven im Gegensatz zu denen des Muskels, vielleicht zusammenhängend mit ihrer grösseren Beweglichkeit, ein viel grösseres Bestreben haben, nach jeder Gleichgewichtsstörung in ihre frühere Lage zurückzukehren. — Man sieht leicht ein, dass diese Folgerungen für die elektrische Theorie der Muskelzusammenziehung von Wichtigkeit sind.

4. E. 1858.1

COUNTWAY LIBRARY OF MEDICINE
QP
301
W96

RARE BOOKS DEPARTMENT